



TITLE:

陽光が樹木の生育におよぼす影響(
Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

川那辺, 三郎

CITATION:

川那辺, 三郎. 陽光が樹木の生育におよぼす影響. 京都大学, 1972, 農学博士

ISSUE DATE:

1972-05-23

URL:

<https://doi.org/10.14989/doctor.r2056>

RIGHT:

陽光が樹木の生育におよぼす影響

1971年11月

川 那 辺 三 郎

陽光が樹木の生育におよぼす影響

1971年11月

川 那 辺 三 郎

目 次

まえがき	1
I 序 論	3
1 陽光が樹木の生育におよぼす影響に関する従来の研究	3
2 本研究の目的	4
II 人工被陰（ネットによる被陰）が樹木の生育におよぼす影響	5
1 研究の方法	5
(1) 実験方法	5
(2) 樹種間の比較の方法	8
2 生育におよぼす被陰の影響	12
(1) 重量生長	12
a. 重量生長	12
b. 各部分の生長	15
(2) 葉面積	20
a. Specific leaf area	20
b. 個体の葉面積	23
(3) 生長解析	25
a. 耐陰性	25
b. 個体の補償点と最適光度	28
c. 樹種間の比較	35
(4) 生産構造	38
a. 直径生長と樹高生長	38
b. 生産構造	39
c. 全葉層が受ける相対的な光の強さと生長量	42
III 林木による被陰が下木の生育におよぼす影響	45
1 立木密度をかえたクロマツ林内に樹下植栽されたスギの生長	45
(1) 研究の方法	45
(2) 上層木による被陰	45
(3) スギの生長	47

2	ミズナラ林内に樹下植栽されたスギの生長	50
(1)	研究の方法	50
(2)	上層木による被陰	50
(3)	スギの生長	51
Ⅳ	総合討論	55
	引用文献	60*

ま え が き

森林をとりまく自然環境のなかで、陽光は最も重要な要因の一つである。森林の生産力を構成する個々の植物体の物質生産に、陽光が制限因子として働く場合が非常に多いと考えられる。したがって森林の更新や保育などのとりあつかいには、陽光について充分考慮されなければならない。そのためには、種々の樹種について、陽光と生育との関係を知る必要がある。

陽光と樹木の生育の関係については、種によって異なった性質をもつことが知られている。強い被陰のもとで生育をつづける能力を一般に耐陰性と呼んでいる。種によって異なる耐陰性をしらべるには、種々の強さの陽光のもとで樹木を育て、その生育と陽光の強さとの関係をしらべて種ごとに比較することが一つの方法であろう。

陽光と植物の生長の関係をしらべようとする研究は2つの方法に大別できる。その一つは、葉の光合成量や呼吸量をしらべ、光補償点や光—光合成曲線の違いをもとにして、その植物体の物質生産を組み立てて検討する方法で、この種の研究法は、Boysen Jensen¹⁹⁾の研究にはじまっている。他の一つは、Blackman V. H.¹³⁾の植物生長の複利法則から発展した、植物の物質生産量と環境要因の関係を数学的に解析する方法で Blackman G. E. らによる生長解析による耐陰性の研究^{14, 16)}である。またこの方法と似た方向にある吉良を中心としたロジスチック理論による植物生長の解析⁵³⁾も注目すべきものである。

本研究は数種の樹木の苗木に人工的な被陰をあたえて、それによっておこる生育の変化を後者の方法で検討して樹種間の差異を比較した。さらにある樹種の林分内に樹下植栽した樹木の生育の変化についてしらべ、人工的な被陰と林木による被陰の影響との関連を検討した。

本研究をすすめるにあたって終始御指導、御助言をいただいた 京都大学農学部 四手井綱英教授、ならびに堤利夫助教授に謹んでお礼申上げる。

また、本研究に対して広く御助言、御援助をいただいた 京都大学農学部演習林 赤井竜男助教授、ならびに古野東洲助教授に深謝の意を表す。

なお、本研究の資料の収集と整理にあたっていろいろ御協力をいただいた 京都大学農学部 森林生態学研究室の諸氏、および実験の管理や測定にさいして多くの御援助をいただいた 京都大学農学部 演習林の諸氏にあつくお礼申上げる。

I 序 論

1 陽光が樹木の生育におよぼす影響に関する従来の研究

森林内における観察をもとに樹木の陰陽性について研究した文献は19世紀中頃からみられる^{32,59)}。その後光の測定器具の開発や改良がすすみ、また被陰格子などによって人工的に被陰の強さを調節する方法が用いられ、陽光が樹木の生育におよぼす影響に関する研究がすすめられてきた。主な研究をあげると白沢⁹³⁾は被陰格子によって数種の樹木の陽光量と生育との関連を研究している。Tscheng Dschang Gia¹⁰⁶⁾は人工被陰のもとで育てた種々の樹木の生育を比較して、野外観察とをあわせて生育に適当な光量を求めている。Fabricius²⁵⁾は生長におよぼす被陰の影響は、光の量だけで決めるのではなく根系の競争の影響が大きいことを報告している。

影山⁴⁵⁾は林木の生長と陽光の強度の関係から数式によって光補償点や最適陽光量を求める研究を行っている。主要な樹種の被陰格子による研究は、佐藤⁸⁵⁾がエゾマツについて、杉原⁹⁹⁾がスギについて、石川⁴³⁾がスギとアカマツについて、井上⁴²⁾がアカマツ他について、平尾^{33,34)}がチョウセンゴヨウについて、中村がヒノキ⁶⁷⁾についてなどがみられる。

原田³¹⁾は被陰格子や林内における実験などを組合せて生長量の変化や形態的な変化から樹種の陰性、陽性について総合的な研究を行なっている。

佐多⁸⁴⁾は被陰と樹葉の生長の関係をしらべて樹葉の生長の最適点と樹種の陰陽性との関係づけを試みている。

Baker⁹⁾は6種の針葉樹の稚樹を被陰下で育て、乾物生長の変化と樹高、直径生長、T/R率などを組合せて耐陰性の研究を行なっている。

Bourdeau¹⁸⁾らは被陰下で稚樹を育て、光—光合成曲線の変化や葉緑素の増減などから被陰に対する適応のちがいをしらべている。また小川⁷²⁾は日補償点を測定することによって樹種による耐陰性のちがいを研究している。

Hodges³⁶⁾らは林内、林縁、林外に数種の稚樹を植栽し、その生長をしらべて、樹種によって生育に最適な場所が異なることを、同化量や呼吸量の違いから説明している。

このように林木による被陰、あるいは人工的な被陰による生長の変化を重量生長と光の強さの関係から、また、形態的な変化や葉面積の変化、あるいは最少要光量、光補償点や最適陽光量のちがいなどから耐陰性を解明しようとした研究は数多くみられる。しかし、これらの研究は、個体の生長量や各部分の生長量と光の強さとの関係を個々にあつかったものが多く、個体の生長量を同化器官である葉量と組合せて相互の関係を研究したものは少ない。また、自然状態に近い環境で研究されたものは、その個々の研究によって同じ種でも結果が異なつてあらわれることが多い。また、人工的な環境を用いた研究は自然環境での生育とのつながりに欠ける場合が多くこれらの研究の限界となつている。

2 本研究の目的

陽光と樹木の生育の関係を明らかにすることは、森林における植生遷移の解析のためにも、また林業面では、森林の更新や保育、あるいは林相改良のための樹下植栽などの育林作業の指標にするためにも必要である。

陽光と樹木の生育の関係には、種によって異なった性質を持つことが知られている。一般に、樹木が強い被陰のもとで生育する能力を耐陰性と呼んでいる。この耐陰性を含めて、陽光と樹木の生育の関係についての研究は数多くみられるが、その研究方法によって、その結果には、種々の問題が含まれる。たとえば、樹木を葉や切枝として部分的にあつかったものは、その種の自然環境での生育との関連づけが難しく、また自然状態に近い生育環境を用いた研究は、被陰のあたえかたの違いによって同じ樹種でも異なった結果が得られる場合が多く、それらの結果をたがいに比較することが困難である。

この研究は、自然状態に近い環境で樹木の生育におよぼす被陰の影響をしらべるために、比較的均質な被陰をあたえる緑色のサランネットを用いて減光したもとで10種の稚樹の小型林分を育て、その生態的な変化や物質生産の違いを、同化器官である葉の量や葉面積との関連を中心にしらべて樹種間の比較を行ない、陽光に対する各樹種の生育にあらわれる性質を統一的にしらべることを目的にした。さらに、クロマツの小型林分内に樹下植栽されたスギと、林相改良のためにミズナラ林に樹下植栽されたスギの生長をしらべて、ネットによる人工被陰と林木による被陰の差異や、そのもとで生育したスギの生長におよぼす被陰の影響について比較検討を行ない育林上の指標を得ることを目的にした。

Ⅱ 人工被陰（ネットによる被陰）が樹木の生育におよぼす影響

1 研究の方法

(1) 実験方法

この実験は京都大学附属演習林苗畑（京都市左京区北白川追分町）および京都大学附属演習林上賀茂試験地（京都市北区上賀茂本山町）で行なった。

被陰には、試験区を完全におおう枠（苗木の大きさに応じて 1.5 m の立方形の枠と巾 1.2 m・長さ 1.5 m・高さ 1.0 m の枠の 2 種類）の 5 面に緑色サランネットを重ねて張り合せたものを用いた。被陰の度合はサランネットの重ね枚数（1～5 枚）を変えることによって 4～5 段階の被陰度を得た。このように設定した被陰区の対照として各実験ごとに無被陰区（対照区）を加えた。実験に用いた落葉広葉樹 3 種⁴⁷⁾、常緑広葉樹 1 種、針葉樹 4 種⁴⁹⁾の 1～2 年生の稚樹を用いた小型林分の立木密度は被陰処理の開始時に樹冠がふれあう程度にして、樹種ごとに一定にした。また、被陰効果におよぼす立木密度（密度）の影響をしらべるためにカンレンボク⁴⁸⁾とウバメガシは 3～4 種の立木密度の小型林分を用いて実験を行なった。各樹種の実験設定の概要は表 1 のとおりである。

表 1 ネットによる被陰実験の実験材料および実験方法

樹 種	処 理 方 法	処 理 期 間	樹 令	備 考
ヤマハシノキ ¹⁾	相対照度 (%) 11, 17, 20, 31, 52, 100 立木密度 (no/m ²) 49	'62・6～'62・10 年・月	2 年	落葉広葉樹
アキニレ ²⁾	相対照度 (%) 15, 24, 34, 49, 65, 100 立木密度 (no/m ²) 100	'63・5～'63・9	1	"
トチウ ³⁾	相対照度 (%) 16, 21, 31, 46, 64, 100 立木密度 (no/m ²) 49	'63・5～'63・9	2	"
カンレンボク ⁴⁾	相対照度 (%) 10, 24, 37, 57, 100 立木密度 (no/m ²) 49, 100, 400	'65・6～'65・10	0	"
トウネズミモチ ⁵⁾	相対照度 (%) 13, 18, 44, 62, 100 立木密度 (no/m ²) 100	'64・4～'64・10	2	常緑広葉樹
ウバメガシ ⁶⁾	相対照度 (%) 11, 26, 41, 60, 100 立木密度 (no/m ²) 49, 100, 196, 400	'67・4～'68・10	1	"
アカマツ ⁷⁾	相対照度 (%) 12, 16, 24, 36, 54, 100 立木密度 (no/m ²) 196	'65・4～'66・10	1	針 葉 樹
クロマツ ⁸⁾	相対照度 (%) 10, 17, 28, 42, 64, 100 立木密度 (no/m ²) 196	'66・4～'67・10	1	"
スギ ⁹⁾	相対照度 (%) 10, 16, 24, 36, 56, 100 立木密度 (no/m ²) 196	'65・4～'66・10	1	"
ヒノキ ¹⁰⁾	相対照度 (%) 10, 16, 27, 58, 100 立木密度 (no/m ²) 196	'66・4～'67・10	1	"

1) *Alnus hirsuta* v. *sibirica* C. K. Shneid.

2) *Ulmus parvifolia* Jacq.

3) *Eucommia ulmoides* Oliv. (中国原産)

4) *Camptotheca acuminata* Decne. (")

5) *Ligustrum lucidum* Ait (")

6) *Quercus phylliraeoides* A. Gray.

7) *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.

8) *Pinus Thunbergii* Parl.

9) *Cryptomeria japonica* D. Don.

10) *Chamaecyparis obtusa* Sieb. et Zucc.

各被陰ネットの内部と外部の照度 (Lux) を光電池照度計 (東芝 5 号型) を用いて実験中くりかえし同時測定した値の一例を図-1 でしめた。図

1 から、かなり広い照度の範囲でネット内部と外部の同時測定した値に比例関係がなりたつことが明らかになったので、被陰ネット内部の光の強さ (陽光の強さ)、すなわち実験に用いる被陰ネット内部の小型林分が受ける光の強さは、この方法で測定した値から求めた個々の相対照度 (relative light intensity [RLI], ネット内部の照度 / ネット外部の照度 $\times 100\%$) の平均値であらわした (表-1)。

本研究では、光の強さはすべてこのように無被陰の陽光を 100 とした相対照度 (RLI %) であらわした。

小型林分の最外列 1 ~ 2 列は林縁木として測定から除外した。

処理開始時および処理期間中の供試木の現存

量は、実測した地際直径 (または直径 D) と苗高 (または樹高 H) をもとにして供試木の一部を堀取測定して得た相対生長関係から相対生長法⁵³⁾によって推定して求めた。処理終了時には残った供試木を全部堀取って各部分を測定した。測定した各部分の生重量は、資料の一部を電気乾燥器によって絶乾にした値をもとに、絶乾重量に換算して解析に用いた。

広葉樹の葉面積は、点数法⁶⁸⁾によって測定した。アカマツとクロマツの葉面積は、一対の針葉をあわせて押しつけたときに円筒形になるものとして表面積を計算によって求めた⁷⁷⁾。スギ、ヒノキは投影による方法^{27, 110)}で葉面積を求めた。したがってスギとヒノキの葉の厚さを考慮していないので、アカマツとクロマツの表面積と同じものとして対応させることは出来ない。アカマツとクロマツは表面積の半分を葉面積として用い、スギ、ヒノキは投影した面積を葉面積にした。

処理中は適時灌水と施肥を行なった。被陰ネットによって内部が過湿にならないように苗床を約 10 cm 高くして、さらに通風のため被陰ネットの下端に約 10 cm のすきまをつくった。

被陰ネット内の気温、土壌含水率や林内湿度の測定結果の一例を表-2、図-2 にしめた。

被陰格子や林木による被陰によって、被陰下の光以外の環境要因も影響を受けて変化することが報告されている^{31, 43, 80, 85)}。この被陰ネット内で測定した地上 5 cm の気温や最高、最低気温の平均値の差は小さく、これらの値と光の強さとの関連はみとめられない。対照区の土壌含水率は被陰区にくらべて低いが、光の強さと土壌含水率の値の大きさには一定の傾向はみられなかった。しかし、被陰が強くなるにしたがい、すなわち相対照度が低いほど林内湿度や土壌含水率の変化の巾が小さくなる傾向がみとめられた。

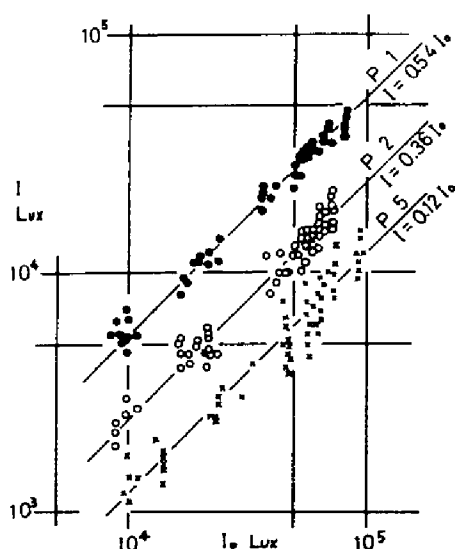


図-1 被陰ネットの内部の照度 (I) と外部の照度 (I₀) の測定結果 (アカマツ)

表-2 被陰ネット内の気温と最高、最低気温の変化の一例
(トチウ)

地上5cmの気温℃(9~10時)

月・日 \ RLI%	100	64	31	16
7・22	28.5	28.8	28.5	30.0
23	27.2	27.2	27.0	28.8
24	25.5	25.5	25.0	25.5
25	29.0	28.5	28.0	27.5
26	29.5	29.5	28.5	29.2
27	30.0	29.5	29.0	30.0
平均	28.3	28.2	27.7	28.5

7月22~27日の地上5cmの平均最高、最低気温℃

月・日 \ RLI%	100	64	31	16
最高	33.7	32.5	32.8	32.8
最低	21.2	21.3	21.0	21.0

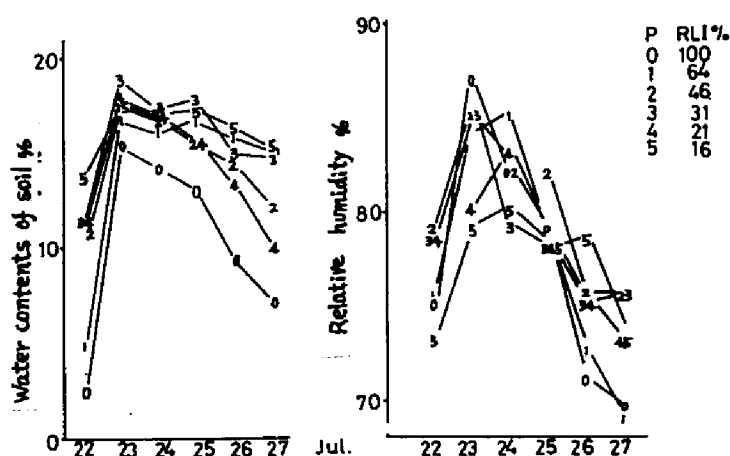


図-2 被陰ネット内部の土壌含水率と湿度の日変化
(トチウにおける一例)

原田³¹⁾は、被陰格子内の陽光量と蒸発量との相関の程度は高いが、気温や湿度との相関の程度は低いことを報告している。荒木²⁾は被陰格子内(内部のRLI 17~72%)と格子外の温度や湿度の差は天候にかかわらず、温度差2℃、湿度差3~4%であったと報告している。

このように、被陰による光の強さの差にくらべて光以外の環境要因の変化が小さいため、被陰による樹木の生態的な変化や物質生産の違いは主として光の強さの差(相対照度の差)によっておこるものとして以下の考察をすすめた。

処理終了時における各試験区の苗木の枯損率は広葉樹は5%以下であった。針葉樹のうち、アカマツは対照区(RLI 100%)からRLI 36%区までが5%以下で、さらに被陰の強い区では、被陰が強いほど枯損率が高くなる。最も被陰の強いRLI 12%区では枯損率30%であった。クロマツでは対照区からRLI 17%区までが5%以下、最も被陰の強いRLI 10%区では23%であった。スギ、ヒノキの各区の枯損率は3%以下で被陰の強さとの関係はみられなかった。アカマツとクロマツの被陰の強い区の枯損の大部分は処理翌年の夏におこっている。以上の枯損率や枯損のおこった時期から、これらの枯損は他の苗木の生育にほとんど影響しないものとして考察をすすめた。

(2) 樹種間の比較の方法

本研究は自然状態に近い環境での樹木の生育におよぼす被陰の影響をしらべるために、稚樹の小型林分を用いて被陰実験を行なったので、樹種間の比較を行なうためには被陰による生長の変化に密度の違いがどのような影響をあたえるかを明らかにする必要がある。

図-3はカンレンボクの被陰処理後の平均個体重と密度の関係を両対数軸グラフでしめたものである。被陰区別に直線関係がなりたつが、この関係

は、被陰区別に競争-密度効果の法則が成立することをあらわしている。競争-密度効果の法則は、草本、木本植物に広く成立することが証明されている^{52,87)}。

すなわち、単純群落における密度(ρ)と平均個体重(w)には

$$w = k\rho^{-a} \quad \text{の関係がなりたつ。こ}$$

の式は競争-密度効果の巾乗式と呼ばれ、一般に a と k は時間によって決る常数で、 a は十分生長がすすむと $a \div 1$ で安定するとされている。図-3で得た結果も各被陰区別に巾乗式がなりたつ。

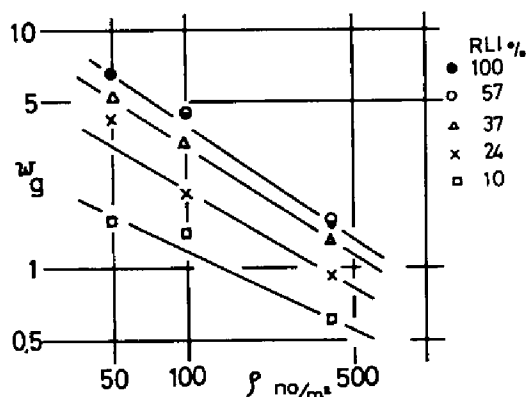


図-3 カンレンボクの平均個体重(w)と密度(ρ)の関係

各被陰区別の巾乗式は、

RLI 100%区, 57%区	$w = 99.0 \rho^{-0.70}$
37%区	$w = 65.5 \rho^{-0.66}$
24%区	$w = 31.3 \rho^{-0.59}$
10%区	$w = 11.2 \rho^{-0.49}$
(w g, ρ no/m ²)	

最も生長量の大きい対照区とRLI 57%区の α は0.70でそれより生長量の小さい被陰の強い区の α はこの値より小さい。

穂積ら³⁹⁾は、草本植物の光-密度の組合せ試験によつて各被陰区別に競争-密度効果があらわれその関係は逆数式($\frac{1}{w} = A\rho + B$)であらわせることを報告している。逆数式は上記の巾乗式を、ロジスティック曲線としてより高い適合度をもつものではあるが、ここでは密度効果の解明が目的ではないので逆数式による検討は行なわないで巾乗式を用いた。

図-3で得た直線関係から、各直線を右に延長すると一点で交わりその位置は $w = 6.4 \times 10^{-2}(g)$ $\rho = 3.6 \times 10^4$ (no/m²) であり、 w は処理開始時の平均個体重にほぼ一致する。ウバメガシの密度と平均個体重の間にもカンレンボクで得た結果と全く同じように、被陰区別に巾乗式がなりたち、この関係直線の延長も一点で交わる(図-4)。交わる点は $w = 3.8(g)$, $\rho = 5.1 \times 10^3$ (no/m²) で、 w は処理開始時の平均個体重にほぼ一致する。

以上から、密度による個体の占有面積の制限によつておこる個体の生長に対する制限のしかたは、光の強さごとに個体の占有面積と一定の関係をもつといえよう。

このように被陰区別に巾乗式がなりたち、 α の値が被陰区別に異なることは、被陰による生長の変化を個体重で比較すれば、立木密度の差によつて変化のしかたが異なることをしめしている。そこで、各被陰区の密度別の平均個体重から、植物生長の複利法則をもとにした生長率(相対生長率¹³⁾ relative growth rate [RGR])をもとめて、密度の対数値との関係を図-5, 6でしめした。

カンレンボクの $RGR \sim \log \rho$ の関係は直線関係で、その延長は $RGR = 0$, $\rho = 3.6 \times 10^4$ (no/m²) の一点で交わる(図-5)。この関係は図-3から得た巾乗式から容易に説明することが出来る。

すなわち、平均個体重と密度は巾乗式 $w = k \rho^{-\alpha}$ (1) でしめされる。

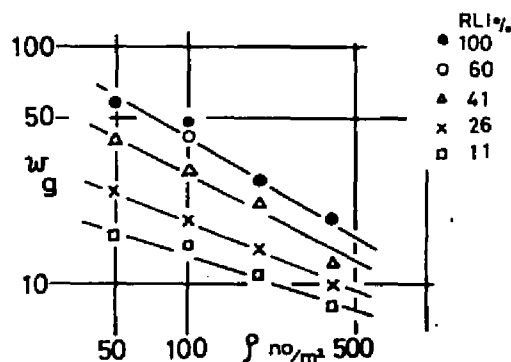


図-4 ウバメガシの平均個体重(w)と密度(ρ)の関係

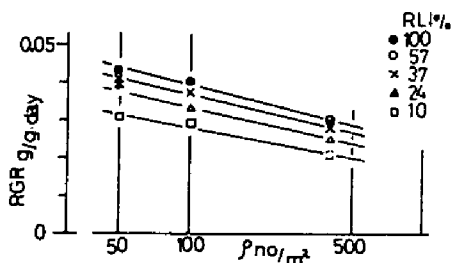


図-5 カレンボクの平均個体の生長率 (RGR) と密度 (ρ) の関係

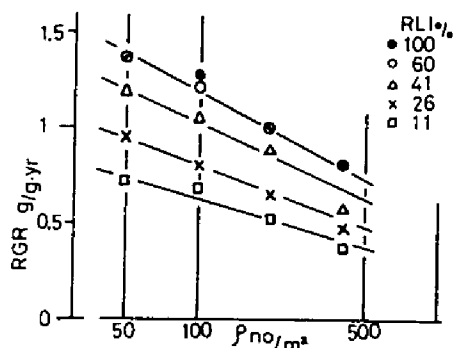


図-6 ウバメガシの平均個体の生長率 (RGR) と密度 (ρ) の関係

また生長率は

$$RGR = \frac{1}{w} \cdot \frac{dw}{dt} = \frac{\log_e w - \log_e w_0}{t} \quad \dots\dots\dots (2)$$

ただし w_0 は被陰処理開始時の平均個体重

t は被陰処理期間

w は被陰処理後の平均個体重

$$(1) \text{ は } \log_e w = -a \log_e \rho + \log_e k \quad \dots\dots\dots (1')$$

(2) に (1') を代入

$$RGR = -\frac{a}{t} \log_e \rho - \frac{\log_e w_0 - \log_e k}{t} \quad \dots\dots\dots (2')$$

t , w_0 は試験区に共通の一定の値である。 a , k は被陰区別に異なる値である。したがって被陰区別の RGR は $\log \rho$ の一次式であらわせるので $RGR \sim \log \rho$ には直線関係がなりたつ。

また各被陰区の巾乗式はある ρ で w_0 の一点を通る。

$$(1') \text{ から } \log_e w_0 = -a \log_e \rho' + \log_e k$$

$$\log_e \rho' = \frac{\log_e k - \log_e w_0}{a} \quad \dots\dots\dots (1'')$$

(1'') を (2') に代入すれば

$$RGR = 0$$

すなわち巾乗式が w_0 を通る ρ と同じ ρ の値で RGR が 0 になることをあらわしている。この関係は各被陰区で成立するから、被陰区別の $RGR \sim \log RLI$ の関係直線は $RGR = 0$ の一点で交わることが

証明された。

カレンボクの $RGR \sim \log \rho$ の関係式は下記のとおりである。

$$RLI \ 100\% \text{区}, 57\% \text{区} \cdots \cdots RGR = 0.0154(-\log \rho + 4.56)$$

$$37\% \text{区} \cdots \cdots RGR = 0.0143(-\log \rho + 4.56)$$

$$24\% \text{区} \cdots \cdots RGR = 0.0133(-\log \rho + 4.56)$$

$$10\% \text{区} \cdots \cdots RGR = 0.0110(-\log \rho + 4.56)$$

$$(RGR \text{ g/g} \cdot \text{day}, \rho \text{ no/m}^2)$$

したがって対照区 ($RLI \ 100\%$) の RGR に対する各被陰区の RGR の比は密度の違いに関係なく一定である。すなわち

$$\frac{RGR(57\% \text{区})}{RGR(100\% \text{区})} = \frac{0.0154}{0.0154} \times \frac{(-\log \rho + 4.56)}{(-\log \rho + 4.56)} = 1$$

$$\frac{RGR(37\% \text{区})}{RGR(100\% \text{区})} = \frac{0.0143}{0.0154} \times \frac{(-\log \rho + 4.56)}{(-\log \rho + 4.56)} = 0.93$$

以下同様に

$$\frac{RGR(24\% \text{区})}{RGR(100\% \text{区})} = 0.86$$

$$\frac{RGR(10\% \text{区})}{RGR(100\% \text{区})} = 0.71$$

実際の測定値について $RGR \sim \log RLI$ の関係は図-7 のとおりで、この関係から求めた各密度の対照区 ($RLI \ 100\%$) をもとにした RGR の相対値と $\log RLI$ の関係を図-8 でしめした。この図から明らかなように RGR の相対値と $\log RLI$ の関係には密度の違いによる差は小さく、この関係の

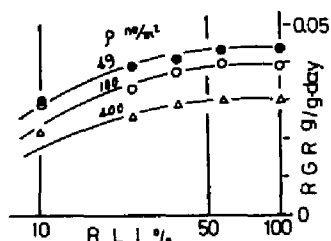


図-7 カレンボクの密度別の平均個体の生長率 (RGR) と光の強さ (RLI) の関係

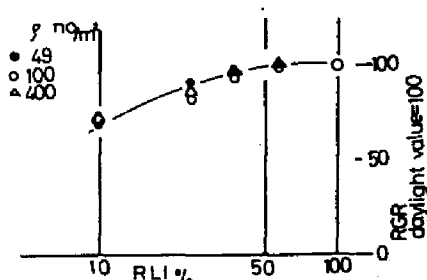


図-8 カレンボクの密度別の平均個体の生長率の相対値 ($RLI \ 100\%$ 区の $RGR = 100$) と光の強さ (RLI) の関係

比較には密度差を考慮しなくてもよいと考えられた。ウバメガシで得た関係もカンレンボクと同じであった(図-9)。

以上は平均個体重についてのべたが、個体の各部分の生長率についても、これと同様に、対照区の値をもとにした相対値で被陰の強さとの関係を比較すれば密度の差による傾向の違いがみとめられなかった(図-10)。これは、樹体の各部分の重量についても競争-密度効果の法則がなりたつこと⁹¹⁾から説明できるであろう。

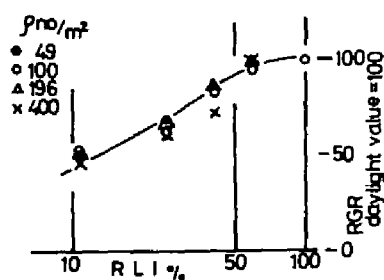


図-9 ウバメガシの密度別の平均個体の生長率の相対値 (RLI 100%区の RGR=100) と光の強さ (RLI) の関係

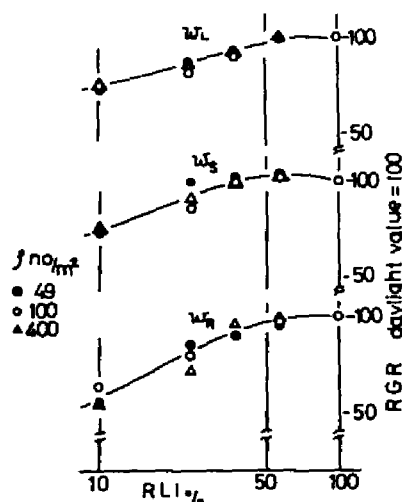


図-10 カンレンボクの密度別の平均個体の各部分の生長率の相対値 (RLI 100%区の RGR=100) と光の強さ (RLI) の関係

以上の結果から重量生長に関しては、対照区の生長率をもとにした被陰区の生長率の相対値で光の強さとの関連をあらわせば、本研究で用いた密度の範囲内では、密度差を考慮しないで樹種間の比較をすることが可能であると考えられた。

2 生育におよぼす被陰の影響

(1) 重量生長

a. 重量生長

生長は基本的には光合成物質の蓄積である。物質の蓄積は植物体の重量の増加、すなわち重量生長によってあらわすことができるから、重量を測定することによって、蓄積される光合成物質の量、すなわち生長量を知ることができる。

本研究では、被陰処理期間中の平均個体の乾重増加量 (現存量の増分) を生長量 (Δw) として、また増加率を生長率 (RGR) として用いた。

被陰によって生長がどのように変化するかをしらべて樹種間の比較を行なえば、陽光が生長におよぼす影響の樹種間の違いをとらえることができるであろう。

図-11で、各樹種の平均個体重 (w) と光の強さ (RLI) の関係を両対数軸グラフでしめた。平

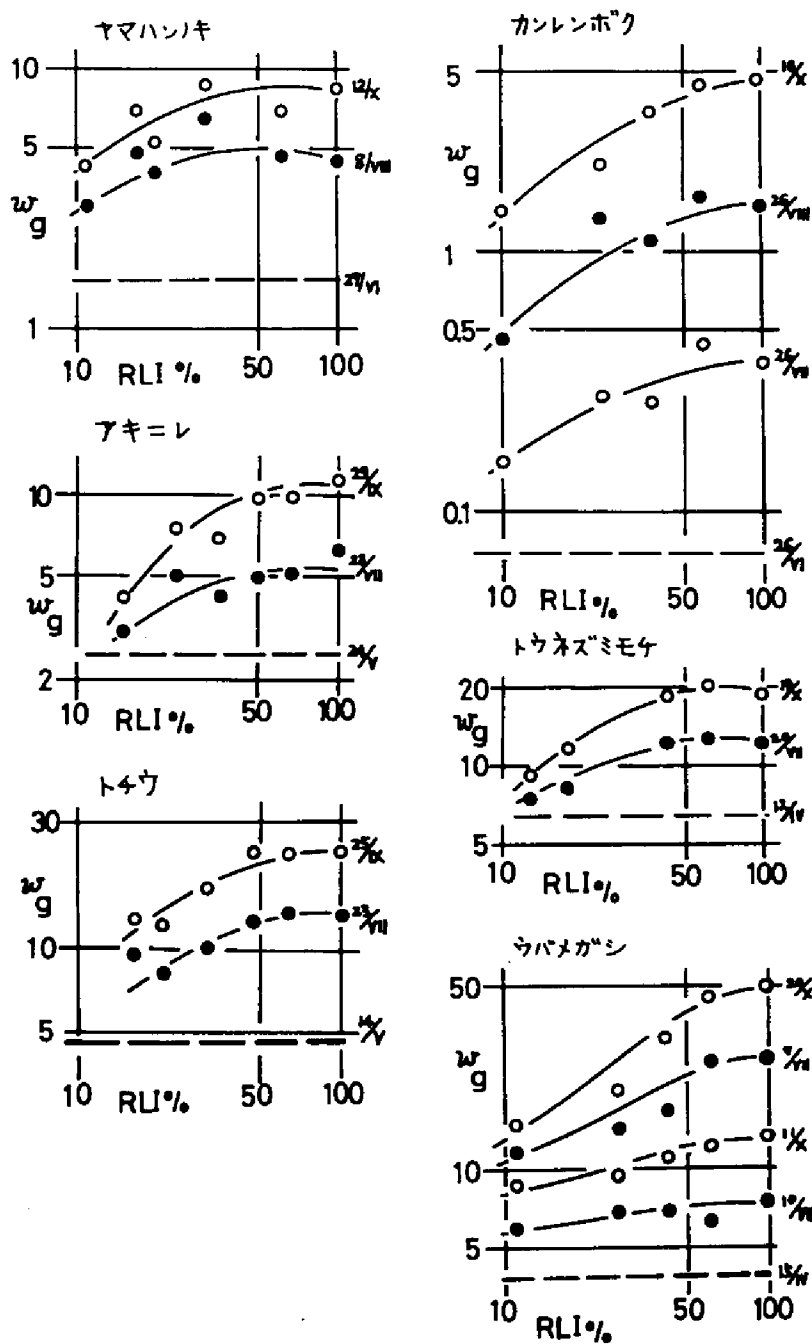
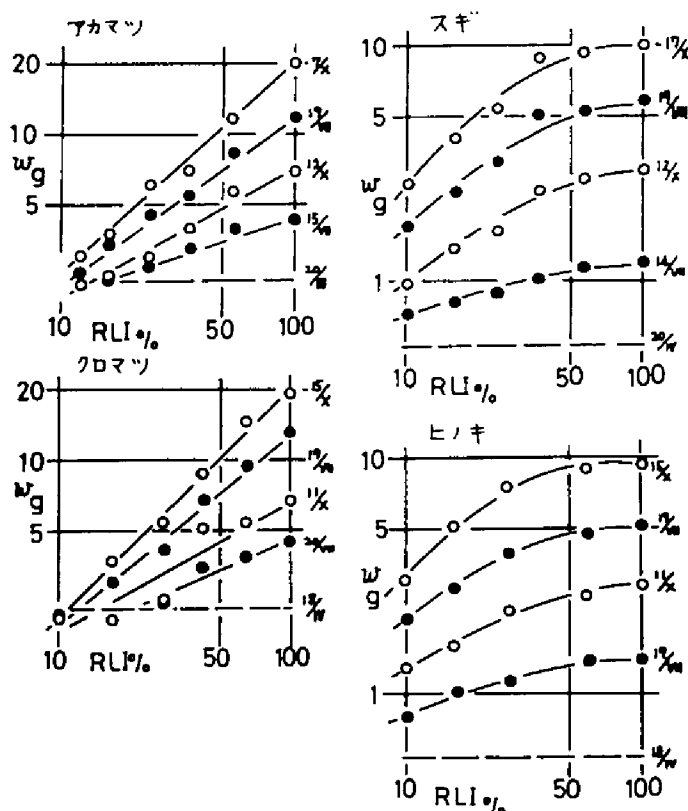


図-11 (1) 平均個体重 (w) と光の強さ (RLI) の関係
(カンレンボクとウバメガシの $\rho=100 \text{ no/m}^2$)



図一 1 1 (2) 平均個体重 (w) と光の強さ (RLI) の関係

均個体重と光の強さの関係は、大別して2つの傾向がみられる。一つは、アカマツとクロマツにみられるように、両対数軸グラフではほぼ直線関係をしめし、平均個体重が相対照度の減少にともなつて小さくなる傾向である。

他の一つは、アカマツとクロマツを除いた他の樹種にみられる傾向で、平均個体重が中程度の被陰までは対照区との差がすくなく、それより被陰が強くなる、すなわち相対照度が減少するにしたがい徐々に平均個体重が減少するものである。この2つの傾向は、処理期間中の各測定値においてもそれぞれみとめられる。

これらは、すべて絶乾重量で比較したが、樹体の各部分の生重に対する絶乾重量の比(乾物率)は、被陰によって減少する傾向が、実験に用いた全ての樹種についてみとめられた。たとえば、スギの対照区(RLI 100%)の幹の乾物率(絶乾重/生重 $\times 100\%$)は40.3%、RLI 36%区では37.2%、RLI 10%区では35.5%と、相対照度の減少にともない乾物率が減少する。

樹木の含水率は生育環境や生長と密接な関係をもつことが明らかにされている^{73,74)}。本実験でみられた含水率(100-乾物率(%))の差は、樹木が受ける受光量の差によって生じるものと推測される。しかし、被陰による含水率の変化の巾が小さいため樹種間の比較に用いることができなかった。

b. 各部分の生長

各樹種の生長（重量生長）と光の強さの関係を比較するため、すでに II-1(2)で述べたように密度の差を考慮しないで比較できるように各樹種の対照区（RLI 100%）をもとにした平均個体の生長率（RGR）の相対値と光の強さの関係を図-12でしめた。両者の関係は樹種ごとに異なった傾向をしめしている。この傾向は2つに大別出来る。まずアカマツ、クロマツにみられるように相対照度の対数値の減少に対してRGRが直線的に減少するものと、その他の樹種にみられるように、中程度の被陰までは、対照区との差が小さくそれより被陰が強くなると、相対照度の減少にともなうRGRが減少するものである。生長率と相対照度の関係だけからの樹種間の比較は、適応によって起る変化をあわせて検討できないため、十分な比較が行なえない。したがって、生長率と被陰の関係はII-2-13の生長解析によってくわしく検討するので、ここでは各部分の生長や生長量の分配についてしらべた。

図-13は、樹種別に平均個体の各部分の生長率の相対値と相対照度の関係をしめたものである。この図から各部分の生長率の相対値が相対照度の減少にともなうほとんど同じように変化する樹種と、相対照度の減少にともなう根の生長率の減少割合が他の部分にくらべて大きい樹種の2つに分けられる。後者の傾向をしめすものは、アキニレ、トウネズミモチ、ウバメガシ、スギ、ヒノキである。このように被陰による根の生長率の減少の割合が他の部分にくらべて大きいことは、被陰によってT/R率が増加することをあらわしている。被陰によって

T/R率が増加することは種々の樹種でみとめられている^{9,11,26}。原田³¹は多くの樹種の被陰試験によってT/R率が増加することをみとめているが、T/R率の増加の程度と樹種の耐陰性との関連をみるにはいたっていない。陽光量の減少による根の生長の減退からおこる枯死は、直接根の量の減少よりも二次的な被害、すなわち菌や昆虫の食害によるものが多い¹⁰とされていることから、T/R率の増加のしかたを樹種の耐陰性に直接関連づけることは困難であらう。

次に同化器官である葉の量と他の部分の量との関係についてしらべる。対照区（RLI 100%）をもとにした葉量の生長率の相対値の被陰による変化は幹枝量の値の変化と似た傾向をしめす樹種が多いが、

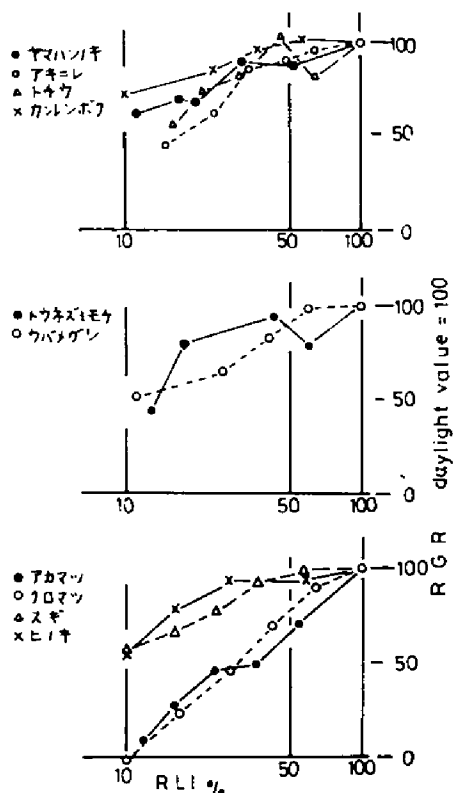


図-12 平均個体の生長率の相対値（RLI 100%区のRGR=100）と光の強さ（RLI）の関係
（カレンボクとウバメガシの $\rho = 100 \text{ no/m}^2$ ）

アキニレなど 2, 3 の樹種では、樹種ごとに異なった傾向をしめしている (図-13)。しかし、このように生長率の比較だけでは各部分の生長のしかたの比較が明確でないから、生長量が各部分へどのような割合で分配されているかをしらべた。図-14 はカンレンボク の平均個体の生長量に対する各部分の生長量のしめる割合と光の強さの関係をしめた。

各部分の生長率と被陰の関係は、対照区 (RLI 100%) をもとにして比較すれば密度の差を考慮しなくてもよいことはすでに述べた (図-10) が、図-14 では、被陰区別の葉への配分割合が密度が高いほどわずかに減少する傾向がみられる。密度が高くなれば葉への配分割合が少なくなることは他の樹種でもみられている⁸⁶⁾が、カンレンボク

の密度別に被陰との関係をみると、RLI 24~37%の葉への配分割合が最も少なく、また根への配分は被陰が強くなるにしたがい減少する傾向をしめし、この傾向には密度差がみられない。そこで密度差を考慮しないで各樹種の比較を行なうことにする (図-15)。

ヤマハシノキとトチウの葉への配分割合は被陰が強くなるほどその差はわずかではあるが少なくなる傾向をしめす。アキニレとトウネズミモチとは中程度の被陰区の葉への配分割合が増加し、根への配分割合が減少する。カンレンボクは、被陰による各部分の配分割合の変動が少ない。ウバメガシは被陰が強くなるにしたがい葉への配分割合が増加し、根への配分割合が少なくなる。アカマツとクロマツの葉への配分割合は強い被陰区でかなり著しく減少する。同様な傾向はマツ属の他の種についてもみとめられている^{75, 98)}。スギは、被陰区の葉への配分割合が対照区 (RLI 100%) にくらべて多い。ヒノキはウバメガシに似た傾向をしめしている。

これらの結果では、耐陰性が低いとされているアカマツとクロマツが、また耐陰性の高いとされているウバメガシとヒノキがそれぞれ似た傾向を示すことは注目すべきである。

葉量についてさらにくわしくしらべるために個体重 (w) と葉重 (w_L) の関係を両対数軸グラフであらわすと図-16 のようになる。両者の関係は $w_L = a w^b$ の式であらわされるが、どの試験区も b は

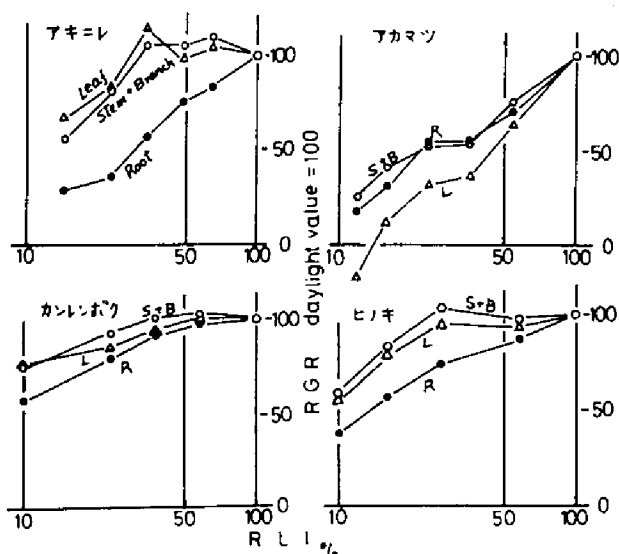


図-13 平均個体の各部分の生長率の相対値 (RLI 100% 区の RGR = 100) と光の強さ (RLI) の関係
(カンレンボクの $\rho = 100 \text{ no/m}^2$)

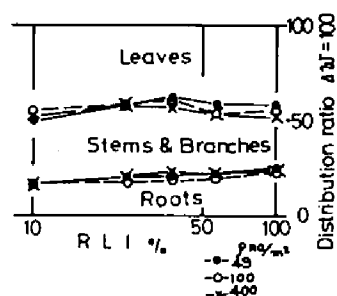


図-14 カンレンボクの生長量 (Δw) の樹体各部分への配分の割合と光の強さ (RLI) の関係

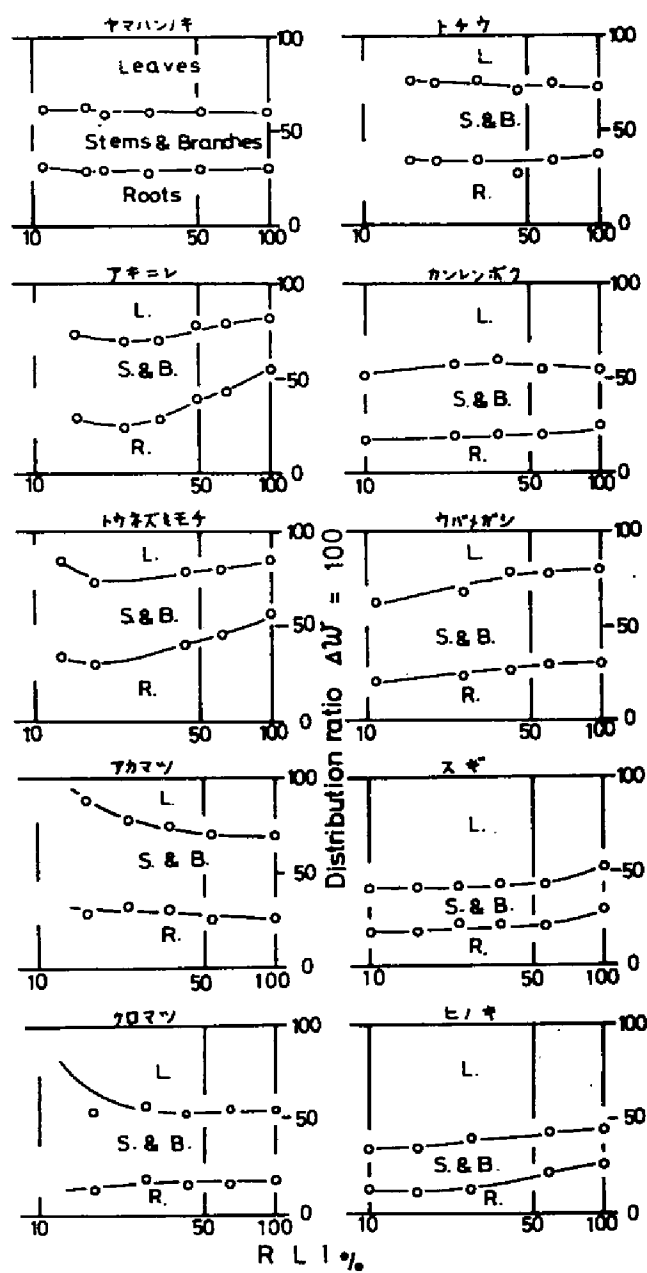


図-15 生長量 (Δw) の樹体各部分への配分の割合と光の強さ (RLI) の関係
(カンレンボクとウバメガシの $\rho = 100 \text{ no/m}^2$)

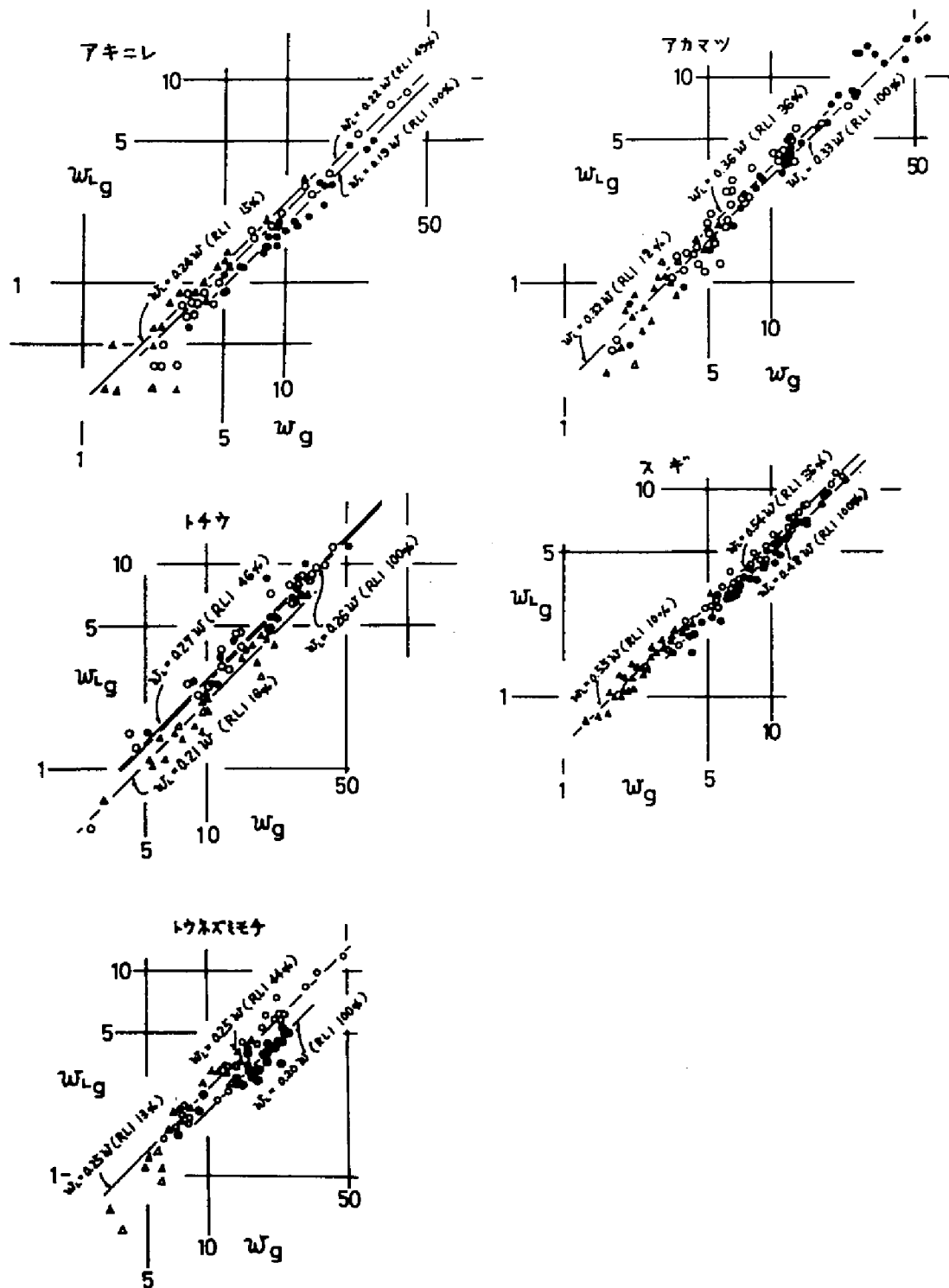


図-16 葉重 (w_L) と個体重 (w) の関係

大略1に近い。 a は樹種によって異なり、同じ樹種でも被陰の度合によって異なる。

各地のスギ林の調査結果によれば、葉重と幹重には $w_L = a w_g$ の関係が成立し、 a は林分によって異なることが報告されている¹¹¹⁾。またスギを用いた小型林分の施肥・密度試験においても葉重と個体重には $w_L = a w^b$ の関係があり、 b は1に非常に近い値をしめすことが報告されている⁸⁹⁾。このように同じ林分では葉重と幹重や葉重と個体重とに安定した比例関係があると考えられるので、ここでも各樹種の各被陰区別に $w_L = a w$ がなりたつものとするれば a は被陰区別の個体重にしめる葉重の割合をあらわすことになる。

トチウ、アカマツ、クロマツの強い被陰区の a は対照区にくらべて小さい。この傾向は、図-15からみとめられるように強い被陰区の生長量の葉への配分割合が少なくなることと一致する。ヤマハンノキのように傾向が明らかでないものもあるが、全般的には、被陰によって生長量の葉への配分割合が少なくなることとは、被陰によって個体重にしめる葉重の割合が少なくなることと一致するといえよう。

スギの葉重と1年間の個体の生長量 (Δw) の関係は図-17にみられるように被陰区別に $\Delta w = A w_L^B$ がなりたつ Bは大略1であらわされる。Aは被陰が強いほど低い値をしめしている。このAは平均的な葉の純同化の能率をあらわすもので、同じ林分では葉の純同化の能率はほぼ一定で、生長量は葉重に比例するとみなされる。しかし、被陰の強い区では、この関係直線から生長量の少ない方にばらつく個体が多い。これらの個体は、被圧によって葉の純同化の能率が悪くなり、さらに、強い被陰によってその傾向が強められるものと考えられる。ここでは一例としてスギについてのべたが、葉重と生長量についてのこのような関係は、他の樹種についてもみとめられた。荒木²⁾はカラマツ苗木の葉重と生長量には、Bが1に非常に近い関係があることを報告している。また、モミ、ツガ林の生産力調査²⁹⁾の結果、上記と同様に葉量と生長量には $B=1$ の関係があり、広葉樹の林冠下に生育するモミのAが、モミの純林にくらべ低いことをみとめている。このように同じ林分では、葉重と生長量には、比例関係がなりたつと考えられた。

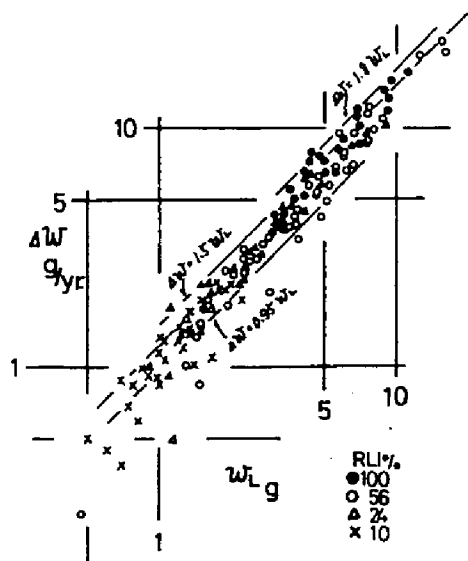


図-17 スギの生長量 (Δw) と葉重 (w_L) の関係

Hiroi³⁵⁾や Kuroiwa⁶⁰⁾は遮光された草本植物の光合成産物の分配率をしらべて光の減少によって同化器官への生産物の分配率の低下の少ないものほど耐陰性が高いと推論している。被陰によって生長量の葉に配分される割合が少なくなり個体重にしめる葉重の割合の低下が被陰下での生長を不利にする一因であるとするれば、ヤマハンノキ、トチウ、アカマツ、クロマツは強い被陰下での生長が他にくらべて悪い樹種であるといえる。

$w_L = a w$ の関係直線から、葉量の割合が少ない方にばらつく個体が多い樹種があるが、このようにばらつきの多い樹種のうちアキニレ、トウネズミモチ、アカマツ、クロマツは被陰の強い区に多くのばらつきがみられる（図-16）。これらの樹種は被圧されると葉量のしめる割合が少なくなるような個体が多くあられ、被陰によって、その傾向がさらに強められることをしめしている。四手井ら⁸⁸⁾は、スギの林内伏条をしらべて、伏条スギの葉量のしめる割合の減少と陽光量の減少には密接な関係があり、陽光量の不足による葉量の減少が、よく閉鎖したスギ林内に伏条が成立しない原因であるとしている。このように葉量のしめる割合が少なくなることは、その個体の生長の減退が強くおこることをあらわしていると考えられる。したがってこのような傾向をしめす樹種は、被陰によって林分内の個体差が大きくなるので、被陰下の平均個体の葉量のしめる割合が対照区にくらべて高い樹種でも強い被陰下における個体の大きさのばらつきが大きくなり、さらに強い被陰下で長い期間生育すれば、平均個体の生長の減退が大きくなるものと推測される。

(2) 葉面積

a. Specific leaf area

表-3は、カンレンボクの層別の specific leaf area (SLA) (葉面積/葉重量)である。被陰の強い区の値は弱い区の値より高く、密度の高い区の値は低い区の値より高い。また同じ試験区の林分では、下層になるほどSLAの値が高い。図-18で密度49本/㎡区の相対照度とSLAの関係をしめた。

表-3 カンレンボクの葉層別 SLA(㎡/g)

試 験 区	葉 層 の 高 さ (地 際 から cm)					
	0~10	10~20	20~30	30~40	40~50	50~60
RLI 100% - 49 no/㎡	318	308	279	298	239	
100	368	351	405	321	322	
400	—	420	393	357	332	
RLI 37% - 49 no/㎡	—	456	406	428	334	
100	—	603	542	472	464	327
400	—	601	558	477	424	396
RLI 10% - 49 no/㎡	625	530	509	476		
100	729	573	547	474	501	
400	—	675	580	584		

各葉層のうける相対照度は、門司ら⁶⁵⁾の法則（植物群落内の光は葉面積指数に対して指数関数的に減少する）を用いて求めた。試験区別の最上層のSLAとその葉層が受ける相対照度の対数値との関係と、各試験区内の葉層別のSLAとその葉層が受ける相対照度の対数値との関係は異なる。すなわち、相対照度の減少によるSLAの増加の割合が、葉層による被陰よりもネットによる被陰の方が大である。前者が同じ林分内での比較であり後者が異なった林分間の比較であるという差異はあるが、この他に被陰ネットによる被陰と、下層になることによって葉層から受ける被陰とでは、開葉から一定の被陰を受ける場合と被陰の強さが時期によって変化する場合とに差がある。このように、葉の生長の過程でうける被陰の差が両者の関係に違いを起す原因の一つであると考えられる。

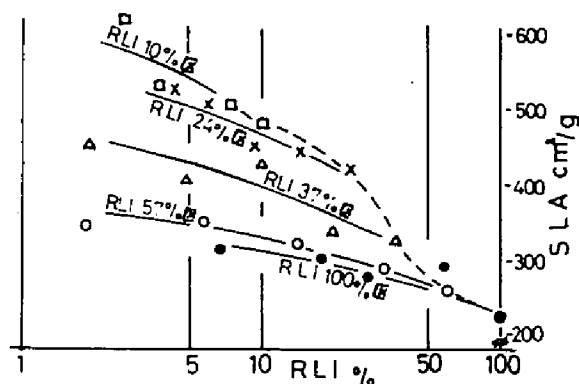


図-18 カンレンボク ($\rho=4.9 \text{ no/m}^2$) の各葉層のSLAと、その葉層が受ける光の強さ (RLI) の関係

樹木の葉は、生育環境のうちの主に光の強さの違いによって異なった構造をもつ陰葉と陽葉が生じることが知られている²²⁾。被陰によってSLAが増加することは、相対照度が低くなることによって陰葉化がおこり、葉がうすくなるためであろう。ここでは、被陰の影響を試験区別にしらべるために、各試験区の層別に求めたSLAと葉重からその試験区の総葉面積を計算によって求め、この値を試験区の総葉重で除して、その試験区の平均的なSLAを求めた。一例としてカンレンボクについて求めたSLAと光の強さの関係を図-19でしめた。試験区別のSLAは、密度が高いものほどその値が高い。これは、密度が高くなることによって葉の相互被陰が強くなるためであろう。

荒木ら³⁾は、カラマツの被陰、施肥、密度の組合せ試験から、SLAの変化は、被陰による影響が最も大きく密度にも影響をうけるが、被陰にくらべると変化のしかたは小さく、施肥はほとんど影響しないことを報告している。カンレンボクの密度別の対照区 (RLI 100%) をもとにしたSLAの相対値と被陰の関係は図-20のとおりで、密度の差はほとんどみられない。樹種間の比較は、このように対照区 (RLI 100%) のSLAをもとにした被陰区別の相対値と相対照度の関係をつかって行なった (図-21)。

Tadaki¹⁰²⁾は数種の林分の層別のSLAをしらべた結果、SLAは下層ほどその値が高く、葉層のうける相対照度とその葉層のSLAとには、両対数軸グラフで直線関係がなりたつことを報告している。また桐田ら⁵⁵⁾はSLAと葉層のうけ

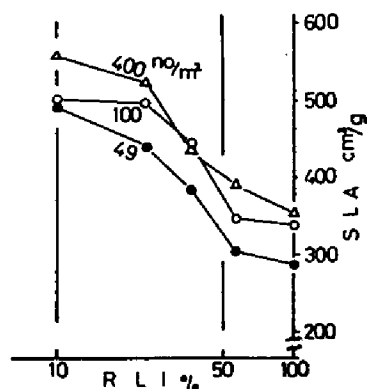


図-19 カンレンボクの各試験区のSLAと光の強さ (RLI) の関係

る相対照度には、 $SLA = \frac{a}{RLI} + b$ (a, b は定数)

の関係があることを報告している。この実験で得た樹種別のSLAと相対照度の関係はすでに述べたごとく試験区別に求めた林分あたりの平均的なSLAを用いているため、全般的にこれらの関係式に適合させることが困難であった。

図-21からSLAの相対値と相対照度の関係は大別して次の2つに分けられる。

- ① SLAが中程度の被陰区まで増加し、RLI 20~30%でSLAの増加割合が小さくなって一定の値に近づく。
 - ② SLAが強い被陰区まで増加しRLI 20%付近でもSLAの増加割合が大きい。
- ②の型は、ヤマハンノキ、トウネズミモチ、スギ、ヒノキで、他

は①の型である。アカマツとクロマツのSLAが一定値に近づく相対照度は他の樹種にくらべて高くRLI

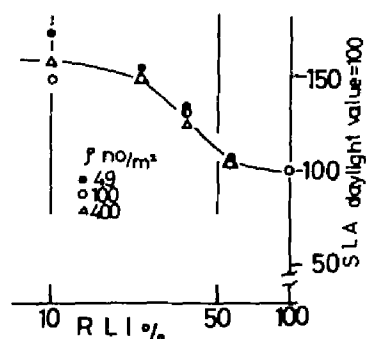


図-20 カンレンボクの試験区別のSLAの相対値(RLI 100%区のSLA=100)と光の強さ(RLI)の関係

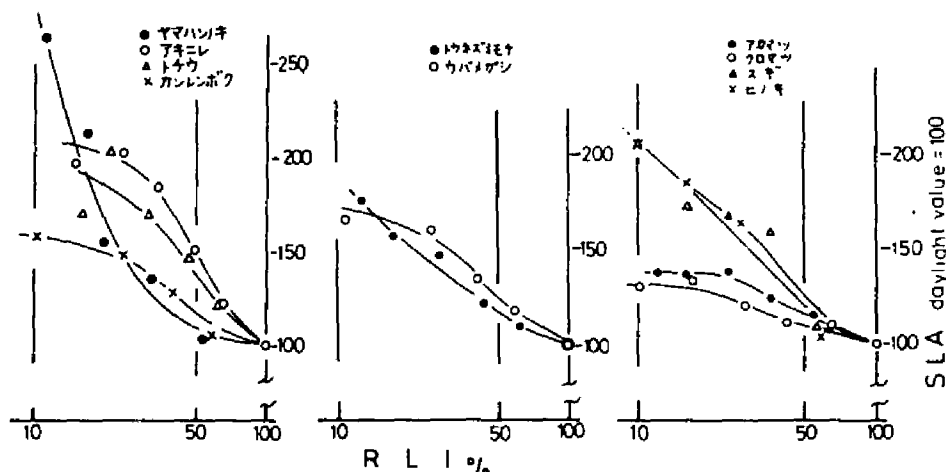


図-21 SLAの相対値(RLI 100%区のSLA=100)と光の強さ(RLI)の関係
(カンレンボクとウバメガシの $P=100 \text{ no/m}^2$)

20~25%である。広葉樹の葉は薄くなってSLAが増加するが、アカマツ、クロマツは被陰によって針葉が細くなる。被陰によって針葉が短くなること(他のマツ属の種で報告されている⁹⁸⁾)、アカマツとクロマツでは長さの変化はみられなかった。スギ、ヒノキは他の樹種にくらべて葉と小枝の区別が付きにくいといった構造上の違いから葉面積の定義がむずかしい。したがってスギ、ヒノキの葉の投影面積で得た葉面積は、対照区(RLI 100%)をもとにした相対値と相対照度の関係としてのみ他の

樹種との比較に用いることにした。

被陰によって SLA が増加することが、減光に対する適応現象であると考えらるならば、強い被陰区の SLA の相対値の高いものほど、また、②型は①型にくらべて、適応力が大きいといえよう。しかし、Jackson⁴⁴⁾は、耐陰性の異なる 21 種の落葉広葉樹の陽葉と陰葉の葉の厚さをしらべて、耐陰性が高いとされている樹種は耐陰性が低いとされている樹種にくらべて葉が薄く、したがって耐陰性の高い樹種の陽葉と陰葉の葉の厚さの比は、耐陰性の低い樹種にくらべて小さいことを報告している。このように、SLA の被陰による変化の比較は、樹種ごとに異なる葉の構造を考慮しなければならない。各樹種の対照区 (RLI 100%) の SLA を比較すると、落葉広葉樹ではカンレンボクの SLA 341 cm^2/g が最も高く、トチウ 167 cm^2/g 、アキニレ 133 cm^2/g 、ヤマハンノキ 127 cm^2/g で、対照区と最も被陰の強い区との SLA の比は、対照区の SLA の値の少ないものほど大きい。この傾向は Jackson の報告にみられる傾向に似ているが、耐陰性との関連は明確ではなかった。常緑広葉樹では、トウネズミモチの対照区の SLA が 136 cm^2/g 、ウバメガシが 83 cm^2/g でかなりの差があるが、両樹種の最も被陰の強い区と対照区との SLA の比にはあまり差がみられない。このように、被陰に対する適応または反応の程度が大きいことと、耐陰性が高いことは必ずしも一致しないと考えられるので、両者は切離して検討すべきものであろう。

b. 個体の葉面積

図-22 はカンレンボクの平均個体葉面積 (LA) と相対照度の関係を両対数軸グラフでしめた。どの密度区も RLI 57% 区に葉面積の最大値をもつ。被陰の強さ別に密度との関係をしらべると、各被陰の強さ別に競争-密度効果の法則が成立するようである (図-23)。個体重と密度の関係と同じよう

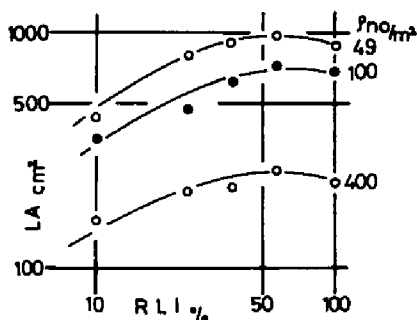


図-22 カンレンボクの平均個体葉面積 (LA) と光の強さ (RLI) の関係

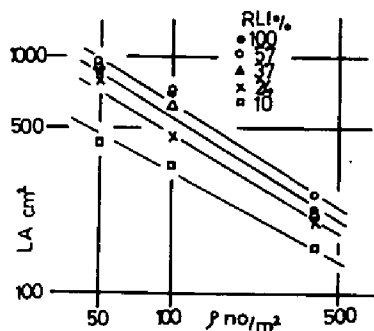


図-23 カンレンボクの平均個体葉面積 (LA) と密度 (ρ) の関係

に、個体の葉面積と密度の間にも、密度の差によっておこる占有面積のちがいが葉面積の増加にあたる効果は被陰の強さによって大きな変化が起るとは考えられない。

密度区別の対照区 (RLI 100%) の平均個体葉面積をもとにした、各区の相対値と相対照度の関係を図-24でしめた。この関係はばらつきが大きい、相対照度の減少にともなう葉面積の変化の傾向には密度の差による違いがないとみなすことができる。樹種間の比較には、このように各試験区の平均個体葉面積を対照区 (RLI 100%) をもとにした相対値でしめた (図-25)。

アカマツとクロマツの葉面積は対照区 (RLI 100%) の値が最も大きく被陰によって減少する。他の樹種はある程度被陰を受けた区に最大値をもつ。この傾向は生育期間中の各測定時にもみられた。

被陰による個体の葉面積の変化は、被陰による SLA の変化 (一般的に増加) と葉重量の変化 (一般的に減少) の両者が相乗してあらわれる。Watson¹⁰⁸⁾ が草本植物の群落をつかって、ある程度以上葉面積が増加すると種によって収量生長速度 (Crop growth rate) が減退することを明らかにしている。また、植物群落の最適葉面積は光が弱くなれば低くなることが報告されている⁶⁴⁾。この

ように、葉面積の一定以上の増加は、植物群落の生長にとって必ずしも有利であるとはいえない。したがって被陰による葉面積の変化を直接陽光と生長に関する樹種の性質に関連づけることは困難である。被陰

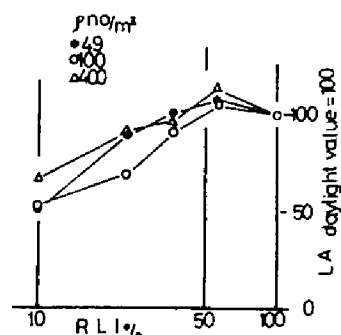


図-24 カンレンボクの平均個体葉面積の相対値 (RLI 100% 区の LA=100) と光の強さ (RLI) の関係

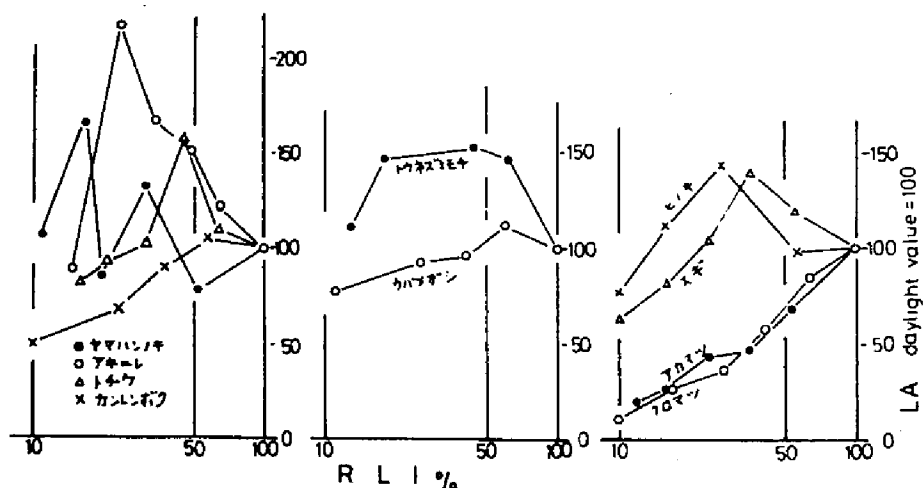


図-25 平均個体葉面積の相対値 (RLI 100% 区の LA=100) と光の強さ (RLI) の関係
(カンレンボクとウバメガシの $p=100 \text{ no/m}^2$)

によって葉面積が増加することが個体の生長とどのような関係をもつかについては次のⅡ-2-(3)でくわしく検討する。

佐多⁸⁴⁾は、被陰度と樹葉の生長の関係をしらべて、樹種によって樹葉1枚の平均葉面積の最大値をとる被陰度が異なることから、葉面積生長の最適点と耐陰性との関連をしらべている。ここで得た結果について、平均個体葉面積の生長の最適点と、葉1枚の平均葉面積の生長の最適点とは必ずしも一致しなかった。SLAと被陰の関連でものべたように、被陰による葉面積の変化を樹種の耐陰性に直接関連づけることは困難で、個体の葉面積の変化はSLAの変化と葉重の変化にわけて比較する方が妥当であると考えられた。

(3) 生長解析

a. 耐 陰 性

樹木は種によって固有の耐陰性をもつとされているが、耐陰性を解明しようとした研究は、すでにのべたように、その内容が広範囲にわたっている。したがって耐陰性の比較の基準が研究者によって異なる場合が多い。たとえば、Shirley⁹⁴⁾は、強い被陰のもとで生存する能力は、光以外の環境要因にも強い影響を受けるので、種間の比較には光以外の環境要因を考慮しなければならないとしている。また Baker¹⁰⁾は、強い被陰のもとでより多くの乾物生産を得ることがより長期間生存することに必ずしも一致しないことを明らかにしている。Decker²¹⁾は、耐陰性を比較する場合、樹種間の生長量の差で比較することは不適當であるとしている。

Baker¹⁰⁾は、耐陰性の生じる原因を下記のように分類しているが、これは、樹種間の比較のためのより合理的な基準に結びつくものであろう。

- ① 総同化量と呼吸量およびその二者の差である純同化量の三者に関連した特別な生理的能力によって弱い光のもとでも純同化量が大きい。
- ② 光合成された物質が植物体の非同化器官よりも、主に同化器官の維持と増加にあたる。
- ③ 弱い光を充分に受けとり利用出来るように機構的、形態的に適応する。
- ④ 植物体が非常に低い代謝機能で生活が維持できるような特別な活力 (Vigor) を持つ。

第1項にみられるように耐陰性を、弱い光のもとで、より多くの生長を得る能力であるとすれば、種間の比較が可能であろう。上記の第4項を除けば、いずれも生態的な実験によって種間の比較が可能である。

まず、第1項については、純同化量を生長量であるとすれば、被陰処理による、個体の生長量、および生長率の変化について検討すればよい。すでにⅡ-2-(1)でのべたが、個体重だけの検討では、被陰に対する適応現象の検討が不充分であるため被陰の度合と個体の生長量や生長率の関係から実験式を求めても、その実験式に対する理論的なうらづけが得られない場合が多い。原田³¹⁾は、被陰試験によって個体重を陽光照射量の1~3次式であらわし、その関係式から最適点を求めているが、実験式の意味づけは行なわれていない。被陰の強さの差によって生長量に差が生じるのは、複雑な生長の過程を経るわけであるが、個体重は、このような過程が総合された、最終的な結果としての積分値である。したがって、そのような生長の過程にあらわれるであろういろいろな適応現象を考慮しないで、積分値だけで被陰の影響を検討するのは、とくに樹木のように長い期間生育をつづけるものについては適当な方法とはいえない。

第2項については、Ⅱ-2-(1)で明らかにしたように、生長量の各部分への配分割合に対する被陰の影

響は、樹種によって異なることがわかった。また、この配分割合のちがいが樹種の耐陰性に関連があることも推測できた。

第3項は、葉の構造上の変化、すなわち陰葉化があげられる。すでにⅡ-2-(2)でのべたようにSLAが被陰によって増加し、その増加と被陰の強さには樹種ごとに差があることが明らかになった。被陰によるSLAの増加は、光の減少に対する樹木の適応現象の主要なものの一つであろう。葉面積の増加と生長量の関連については後に検討する。

葉の着生方向と同化量には、密接な関係があるとされている^{23,61)}が、被陰に対する適応現象として葉の着生位置や方向に変化がおこったとしても、これを直接測定するのは、困難であるから、林冠の光透過率や、林冠の構造をしらべることによって間接的に検討しなければならない。これは次のⅡ-2-(4)でのべる。

このように、個々の現象についての検討を総合して樹種の差異をしらべるためには、これらの現象をできるだけ多く加えた、生長の解析方法によらねばならない。この方法の一つとしてイギリス系の生長解析⁵³⁾による耐陰性の解析方法があげられる。

この方法は、Ⅱ-1-(2)でのべた V. H. Blackman の植物生長の複利法則¹³⁾から展開されたものである。

植物生長の複利法則による生長率 (RGR) は、

$$RGR = \frac{1}{w} \cdot \frac{dw}{dt} = \frac{\log_e w_2 - \log_e w_1}{t_2 - t_1}$$

であらわされる。ただし w_1 は t_1 時の個体重

w_2 は t_2 時の個体重

この式は、純同化率 (net assimilation rate [NAR])、と葉面積比 (leaf area ratio [LAR])、または葉重比 (leaf weight ratio [LWR]) に分けられる。

すなわち

$$NAR = \frac{1}{L} \cdot \frac{dw}{dt} = \frac{w_2 - w_1}{t_2 - t_1} \times \frac{\log_e L_2 - \log_e L_1}{L_2 - L_1}$$

$$LAR = \frac{L}{w} = \frac{\log_e w_2 - \log_e w_1}{w_2 - w_1} \times \frac{L_2 - L_1}{\log_e L_2 - \log_e L_1}$$

ただし L_1 は t_1 時における個体の葉面積

L_2 は t_2 時における個体の葉面積

(葉面積のかわりに葉重を用いれば、LWRが求められる)

ゆえに $RGR = NAR \times LAR$ であらわされる。

RGRをこの2要因に分けると、個体の生長量や生長率だけを検討することによって得られないような個体重にしろ同化器官の割合の変化や、葉面積あたりの純同化率を同時に検討することができる。

この方法を用いて多くの草本植物や木本植物の生長が解析^{15,90,100,101)}されている。また G. E. Blackman¹⁴⁾は、被陰下で育てた草本植物の生長を解析してこの3要因の値を求めて、その各値と被陰の度合の関係から、生長の最適点や個体の補償点を求めて耐陰性の解明を試みている。

この解析方法は、植物の生長が時間に対して指数関数的であることを前提としている。また NAR は、式の性質から個体重と葉面積の増加のしかたが直線的でなければならない⁸²⁾。しかし植物の生長は、一般的には時間に対してロジスティックカーブを画く⁵³⁾ので、正確な NAR を求めるためには短い期間の生長について計算しなければならない。Rutter⁸¹⁾は、*Pinus sylvestris* の稚樹の生育をしらべるのに、4～6週間の生長について計算しても正確な NAR が得られることを明らかにしている。

図-26 は、カンレンボクの処理実験中約1カ月ごとに測定した値を用いて計算により求めた NAR, LAR, RGR である。LAR は、各区とも生育の中期の値が最も高く、密度の違いによる差は少ない。各試験区別の NAR は、どの期間においても密度の高い区ほどその値が低い。NAR の時間的な変化は、生育の初期、中期の値が高く後期の値が低い。NAR の時間的な変化は LAR の変化にくらべて変化の割合が大きいので RGR の変化は、NAR の変化の影響を強くうけている。

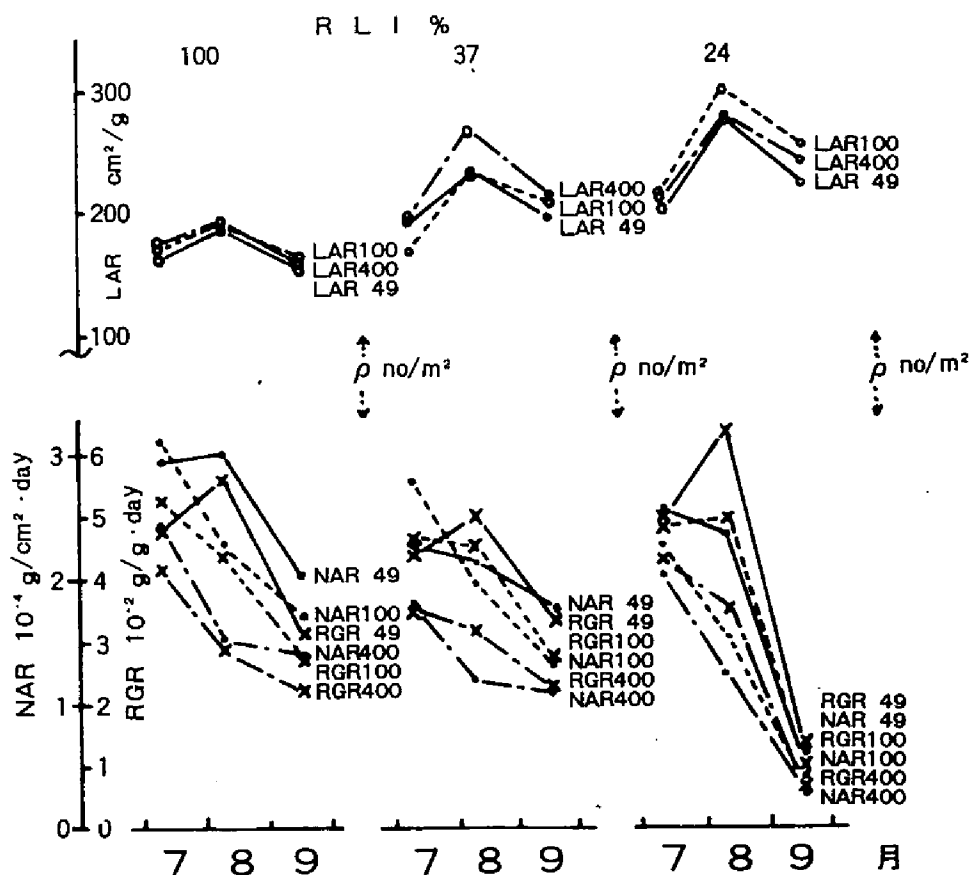


図-26 カンレンボクの NAR, LAR, RGR の時期変化

Sweet¹⁰⁰⁾ は、3種類の針葉樹の稚樹の NAR, LWR, RGR の時期的な変化をしらべた結果、

LWR は、開葉期と落葉期を除けば、生育期間中の変化は少なく、NAR は、5～6月に最も高くそれ以後は減少して12月の生長休止期に至る。したがって RGR の時間的な変化は NAR の変化の影響を強く受けて、NAR の変化に似た傾向を示すことを明らかにしている。先にのべたカンレンボク以外の樹種のこれら3つの値の時期的変化は、樹種によって多少異なるが、生育期間中の LAR の変化は少なく、また NAR は生育期間の初期～中期に最も高い値をしめし、後期には順次減少する。この傾向はどの樹種にも共通している。このように、3つの値の時間的な変化は、樹種や生育の環境によって異なるようである。

NAR, LAR, RGR の値の時期的変化を被陰区別に比較すると、時間に対する変化の傾向の差異は小さい。したがって、比較する時期ごとに、これらの値がとる被陰区別の傾向をくわしく検討することは、これらの値の時間に対する変化が複雑であるため困難である。

以上から、このような方法で樹種別にみられる、これらの値の差異をもとに樹種の陽光と生長に関連した性質を比較することは困難であろう。

b. 個体の補償点と最適光度

G. E. Blackman¹⁴⁾ は、被陰下で育てた草本植物の生長をもとに NAR, LAR, RGR を求めたところ、NAR は被陰が強いほど値が低く、LAR は被陰が強いほど値が高くなる。さらに $NAR \sim \log RLI$ と $LAR \sim \log RLI$ には直線関係になりたち、したがって NAR と LAR の積であらわされる RGR は $\log RLI$ の2次式であらわされることを見出した。RGR が $\log RLI$ の2次式であらわされるので RGR が最大値をとる光の強さを計算によって求めてこの値を Optimal light level (生長に最適の光の強さ) とした。また、 $NAR \sim \log RLI$ の関係から $NAR = 0$ の光の強さを求めて、この値を Compensation point (個体の補償点) として、この両者を用いて種間の耐陰性の比較を試みた。

カンレンボクの全処理期間の生長をもとにして求めた NAR, LAR, RGR と $\log RLI$ の関係を図-27 でしめた。ここで求めた、3つの値は、全処理期間を通じた平均的な値である。長い期間の生長についてこれらの値を求めると葉面積と個体重の生長が、その期間を通じて直線関係をしめさないことや、被陰によって樹木の生育期間が短くなること³⁰⁾などによって、短い期間で求めた値と同等に比較することはできない。したがって、このようにして求めた平均的な各値は、被陰の強さとの関係から求められる相対的な傾向を比較するために用いた。

図-27 から、カンレンボクの NAR は相対照度が低いほど低くなる。被陰区別では、密度が高いほど NAR の値が低い。LAR は相対照度が低いほど高く、密度差による違いは明らかでない。被陰区別の $w \sim LA$ の関係の一例を図-28 でしめた。被陰区別に $LA = aw$ (a は被陰区別の定数) の関係になりたち。この関係は、個体重あたりの葉面積は、被陰の強さ別に一定で、密度の影響をほとんど受けないことをあらわしている。したがって $LAR \sim \log RLI$ の関係には密度による差がないものとして考察をすすめた。

NAR と LAR の積であらわされる RGR は、密度が高いものほど低い値をしめしている。

RGR が $\log \rho$ の一次式であらわせることはすでにⅡ-1-(2)でのべた(図-5)。また、被陰区別

の $RGR \sim \log \rho$ の関係直線は $RGR = 0$, $\rho = 3.6 \times 10^4$ (no/m^2) で一点に交わることもすでに明らかにした。RGR は NAR と LAR の積であらわれ、LAR が被陰の強さ別に一定で密度の違いによる差がみられないことから、被陰区別の NAR は $\log \rho$ の一次式であらわれる (図-29)。また、被陰区別の $NAR \sim \log \rho$ の関係直線が $\rho = 3.6 \times 10^4$ (no/m^2) で $NAR = 0$ となり、この一点で交わることは上記の関係から明らかである。

RGR $\sim \log \rho$ の関係から導いた、対照区 (RLI 100%) をもとにした RGR の相対値と $\log RLI$ の関係に、密度の違いによる差がみられないことはすでに説明したが、NAR についても、これと全く同様に、対照区をもとにした NAR の相対値と $\log RLI$ の関係には密度差がみられない (図-30)。したがって、 $NAR \sim \log RLI$ の関係から求める $NAR = 0$ の相対照度、すなわち個体の補償点は、密度の違いによって変化しないことになる。また $RGR \sim \log RLI$ の関係から求める、RGR が最大値をとる相対照度すなわち生長に最適の光の強さ (略して「最適光度」) も、対照区 (RLI 100%) の値をもとにした RGR の相対値と $\log RLI$ の関係に密度差がないことから、密度に差があっても最適光度が変化しないことは明らかである。

徳積⁴⁰⁾ は植物生長のロジスチック理論から、最適光度は密度によって変化することを説明しているが、ここで得た結果は、いずれの樹種も最適光度が RLI 70~100% および 100% 以上に存在するため、 $\frac{1}{w} \sim \frac{1}{RLI}$ のグラフから両性要因の式の係数を求めることが困難であることと、この実験で用いた密度の範囲が比較的狭いことからこの解析方法は用いなかった。

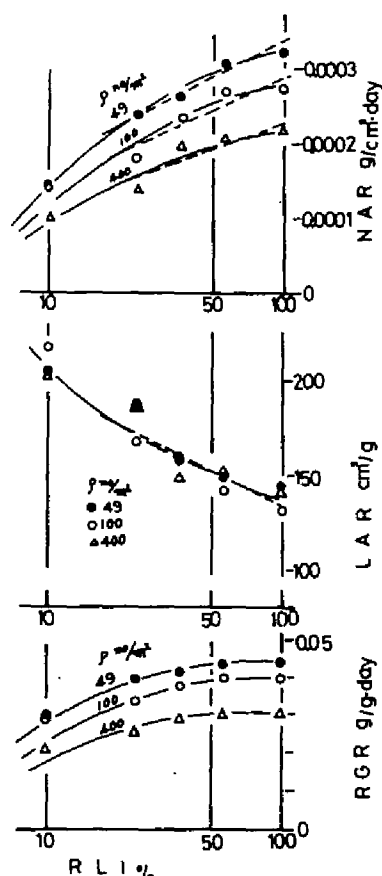


図-27 カンレンボクの NAR, LAR, RGR と光の強さ (RLI) の関係 (破線は RLI 24~100% の範囲内の $NAR \sim \log RLI$, $LAR \sim \log RLI$ の関係を直線でしめた。)

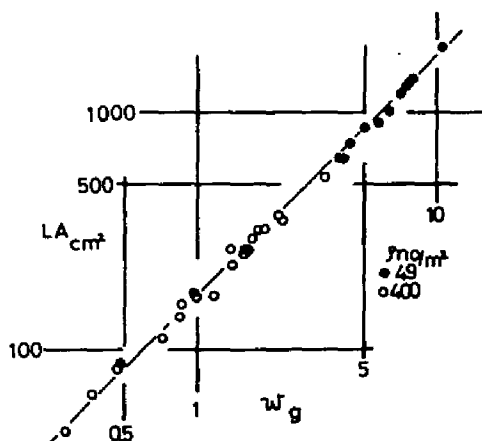


図-28 カンレンボク (RLI 37% 区) の個体の葉面積 (LA) と個体重 (w) の関係

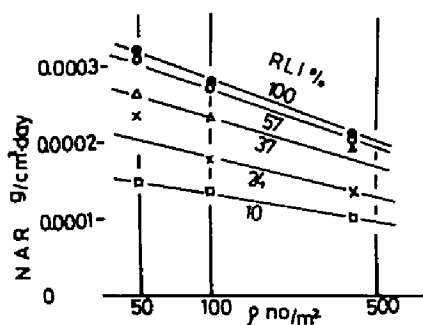


図-29 カンレンボクの NAR と密度 (ρ) の関係

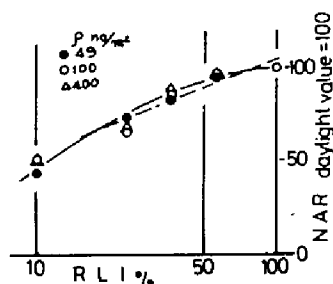


図-30 カンレンボクの NAR の相対値 (RLI 100% 区の $\text{NAR}=100$) と光の強さ (RLI) の関係
(破線は RLI 24~100% の範囲内の $\text{NAR} \sim \log \text{RLI}$ の関係を直線でしめした)

次に個体の補償点と最適光度の計算の一例としてカンレンボクについて行なおう。カンレンボクの $\text{NAR} \sim \log \text{RLI}$, $\text{LAR} \sim \log \text{RLI}$ の関係は直線で近似することは困難である(図-27)。G. E. Blackman ら¹⁶⁾ は、 $\text{NAR} \sim \log \text{RLI}$, $\text{LAR} \sim \log \text{RLI}$ の関係が直線で近似できない場合があることを見出し、強い被除区を除いた RLI 24~100% の範囲で、これらの関係に直線がなりたつものとして最適光度を計算している。また、植物生長のロジスチック理論から、これらの関係は直線ではなく中程度の実用的な光の範囲内で直線近似しているにすぎないとしている⁵³⁾。ここでは、RLI 24~100% の実用的な光の範囲内でこれらの関係に直線関係が成立するものとして関係式を求めた。

$$\rho = 49 \text{ no/m}^2 \cdots \cdots \text{NAR} = 0.000173 (\log \text{RLI} - 0.0414)$$

$$\rho = 100 \text{ no/m}^2 \cdots \cdots \text{NAR} = 0.000144 (\log \text{RLI} - 0.0414)$$

$$\rho = 400 \text{ no/m}^2 \cdots \cdots \text{NAR} = 0.000124 (\log \text{RLI} - 0.0414)$$

(NAR g/cm²·day)

LAR は密度による違いがなく、下記であらわされる。

$$\text{LAR} = -5.9 \log \text{RLI} + 25.2$$

(LAR cm/g)

RGR は NAR と LAR の積であるから

$$\rho = 49 \text{ no/m}^2 \cdots \cdots \text{RGR} = -0.0102 (\log \text{RLI})^2 + 0.0440 \log \text{RLI} - 0.00181$$

$$\rho = 100 \text{ no/m}^2 \cdots \cdots \text{RGR} = -0.0085 (\log \text{RLI})^2 + 0.0367 \log \text{RLI} - 0.00150$$

$$\rho = 400 \text{ no/m}^2 \cdots \cdots \text{RGR} = -0.0073 (\log \text{RLI})^2 + 0.0316 \log \text{RLI} - 0.00129$$

(RGR g/g·day)

密度別の RGR の式から求めた RGR が最大値をとる相対照度すなわち最適光度は RLI 14.4% で、密度の差にかかわらず同じ値をしめす。密度別の $\text{NAR} \sim \log \text{RLI}$ の関係式から求めた $\text{NAR}=0$ の相

対照度は RLI 1.1%で、密度の差はみとめられない。しかし、この関係直線は RLI 2.4% 以下では成立しないので、個体の補償点は RLI 2.4%以下の $NAR \sim \log RLI$ の関係から求めなければならない。このように被陰の強い区を重視して求めた $NAR \sim \log RLI$ の関係から推定した個体の補償点は、RLI 4.0%で密度による差はみとめられなかった。

ウバメガシについてもこれと同様な関係が得られた(図-31)。すなわち $NAR \sim \log RLI$ の関係は密度によって異なるが、 $LAR \sim \log RLI$ には密度による差はみられない。対照区(RLI 100%)をもとにした RGR の相対値と $\log RLI$ の関係には密度による差がないことはすでにのべたが(図-9)、この関係から NAR についても対照区をもとにした NAR の相対値と $\log RLI$ の関係には密度による差がみとめられなかった。したがって、カンレンボクと同様にし
て求めた個体の補償点と最適光度には、密度による差がなく一定の値をしめした(表-4)。

以上の結果から、このような方法で求めた個体の補償点や最適光度は、ここで用いた密度の範囲内では密度差によって変化しないと考えられるので、樹種別に被陰処理期間の前半と全期間の生長から求めた NAR, LAR, RGR と $\log RLI$ の関係(図-32, 33)から、個体の補償点と最適光度を求めて比較した(表-4)。

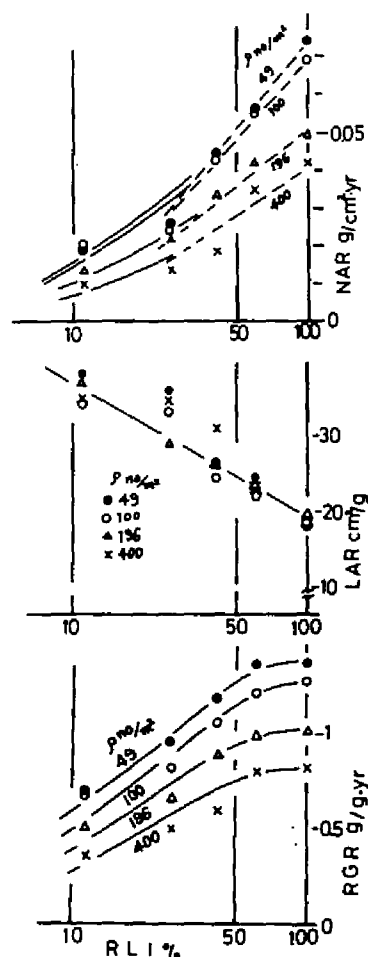


図-31 ウバメガシの NAR, LAR, RGR と光の強さ (RLI) の関係
(破線は RLI 26~100% の範囲内の $NAR \sim \log RLI$ の関係を直線でしめした)

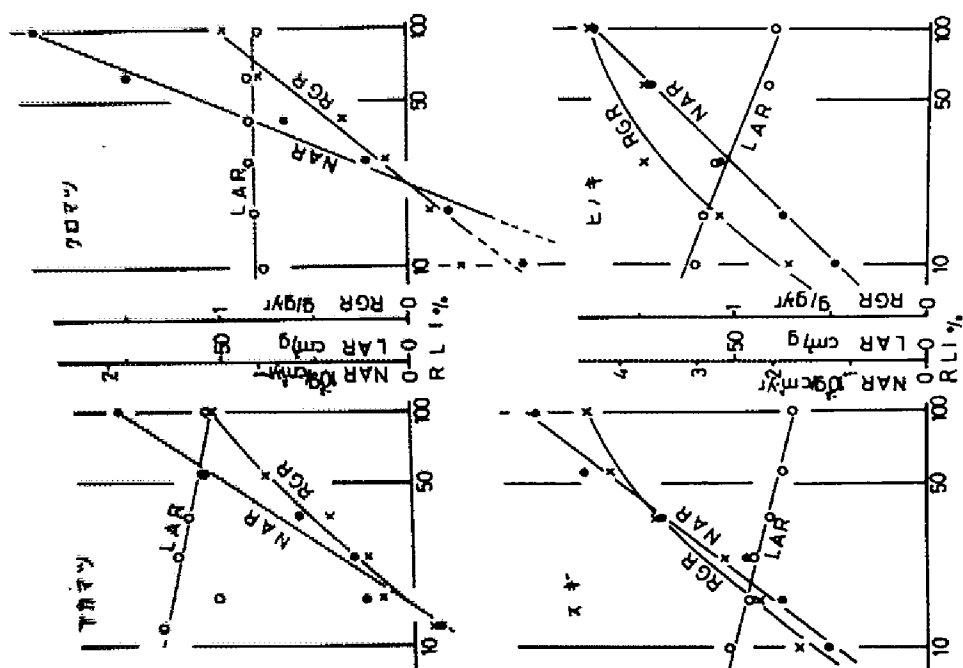
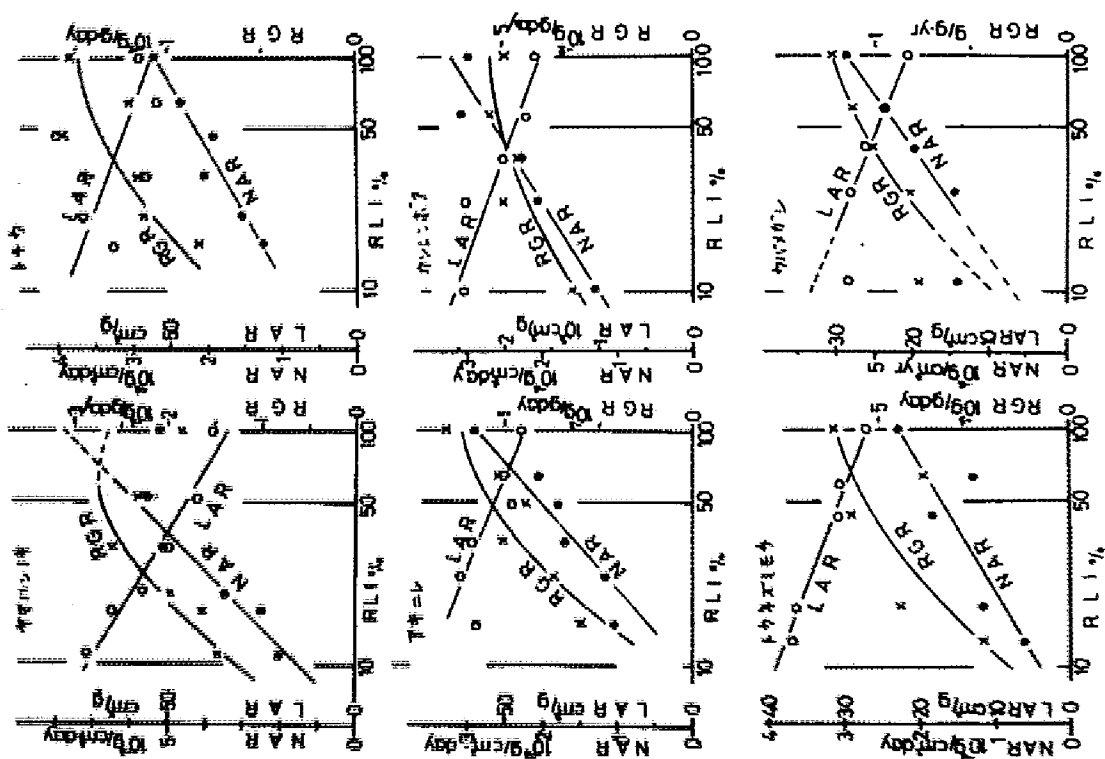


図-32 被陰処理期間の前半の生長から算出したNAR, LAR, RGR
と光の強さ(RLI)の関係
(カンレンボクとウバメガシの $\rho=100$ no/㎡)



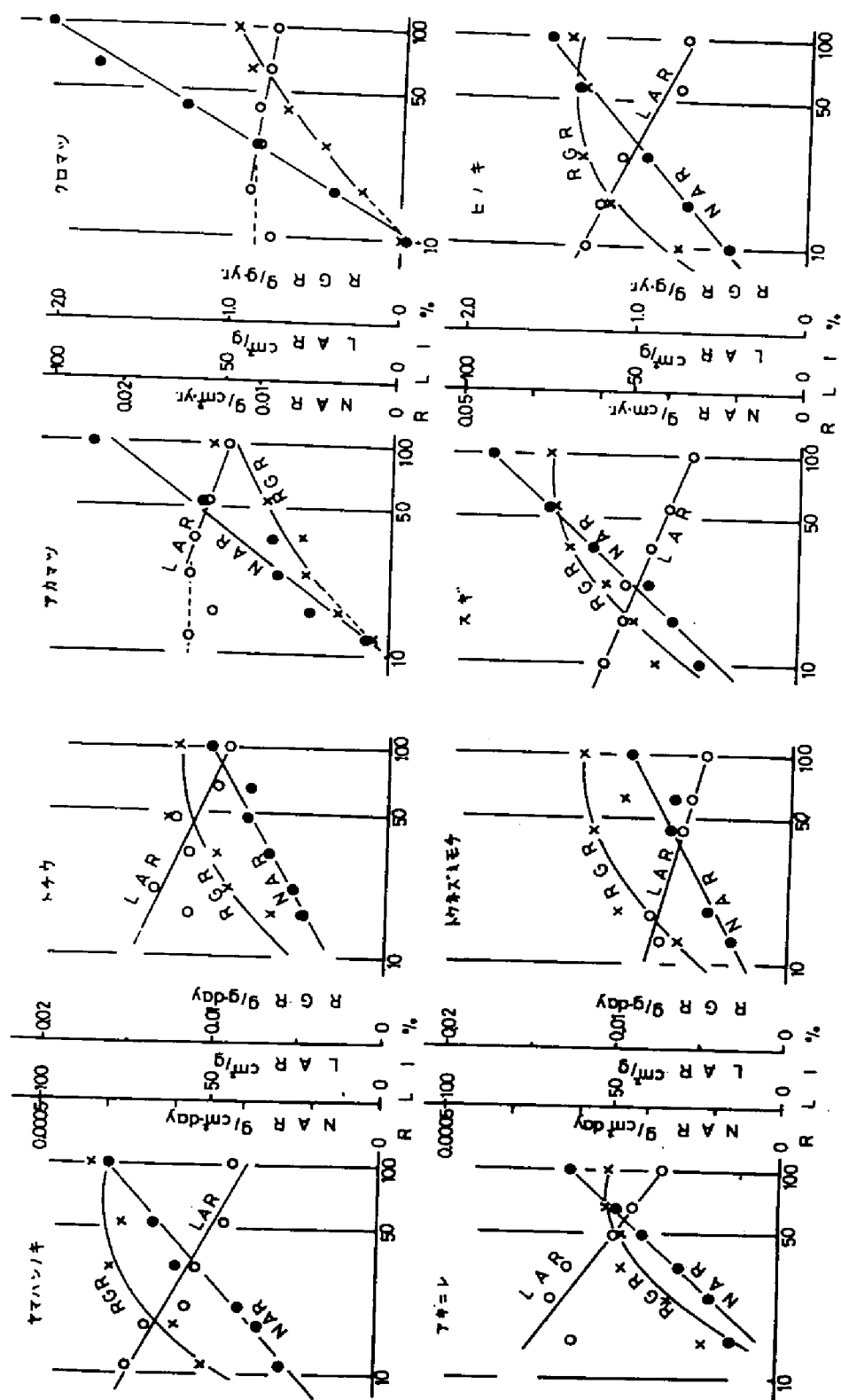


図-3.3 被陰処理の全期間の生長から算出したNAR, LAR, RGRと光の強さ(RLI)の関係
(カンレンボクは図-27, ウバメガシは図-31)

表-4 被陰処理期間の前半の生長と全処理期間の生長から算出した個体の補償点と生長に最適の光の強さ(最適光度)

樹 種	処 理 期 間 前 半		全 処 理 期 間		備 考
	個体の補償点		個体の補償点		
	RLI	%	RLI	%	
ヤマハンノキ	5.9	(64)*	3.2	70	全処理期間は1生育期, したがって1生育期間の生長から求めた各値は, 全処理期間の各値にあたる。
アキニレ	9.2	190	12	79	
トチ	2.8	173	3.4	108	
カンレンボク	2.3	110	4.0	144	
トウネズミモチ	5.2	310	4.0	110	
ウバメガシ	(4.0)*	128	3.6	112	全処理期間は2生育期, したがって1生育期間の生長から求めた各値は, 処理期間前半の各値にあたる。
アカマツ	15	2500	10	640	
クロマツ	22	**	11	2600	
スギ	5.0	247	4.6	91	
ヒノキ	4.1	125	3.4	60	

* $NAR \sim \log RLI$ または, $LAR \sim \log RLI$ の関係の直線近似が困難なため無理な推定を行なったもの。

** LAR が RLI の変化に対し一定値をしめすため最適光度は無限度になる。

c. 樹種間の比較

個体の補償点は、すでにのべたとおり葉面積あたりの純同化率（NAR）の被陰による変化から推定したものである。これは個体の総生産量と呼吸量が等しくなる光の強さをあらわすと考えられるので、耐陰性が高いということを強い被陰下でも生長を維持する能力であるとするならば、個体の補償点の低いものほど耐陰性が高いといえよう。各樹種の1生育期間（ウバメガシを除く広葉樹5樹種は全処理期間、ウバメガシと針葉樹4樹種は処理期間前半にあたる）の生長から求めた個体の補償点（表-4）を比較すると、広葉樹では、アキニレがRLI 12%で最も高く、他はRLI 3.2~4.0%で差が少ない。針葉樹は、クロマツが最も高くRLI 22%、次にアカマツのRLI 15%で、スギはRLI 5.0%、ヒノキが最も低くRLI 4.1%となる。

本田³⁸⁾は、主要樹種の陰陽の順位を耐陰性の高いものから7段階に分類している。実験に用いた樹種の位置をみると、カシ類が第2、ヒノキは第3、ニレ類・ハンノキ類が第4、スギが第5、アカマツ・クロマツが第6のグループに分類されている。針葉樹4種については、個体の補償点の低いものほど耐陰性が高く、順位がよく一致している。しかし、広葉樹はアキニレを除く他の樹種の値の差が少なく分類が困難である。アカマツ、クロマツは同じ順位に分類されているが、この実験で得た結果は、アカマツ、クロマツに差があることを示している。

四手井⁹⁰⁾は、海岸林の調査やアカマツとスギ、クロマツとスギの混植試験からクロマツよりもアカマツの方が耐陰性が高いことをみとめている。この実験で得た結果もアカマツの個体の補償点がクロマツの値にくらべて低く、アカマツの耐陰性が高いと考えられる。

個体の補償点と同様に、最適光度についても1生育期間の生長から求めた値（表-4）を比較すると、広葉樹では、ヤマハンノキがRLI 70%で最も低く、アキニレがRLI 79%、他は108~144%である。針葉樹はヒノキが最も低くRLI 125%、クロマツはLARが被陰によって変化しないため無限大である。最適光度が高いものほど耐陰性が低いとすれば、針葉樹では本田の分類によく一致する。

Negishi⁶⁹⁾は、スギ、ヒノキ、アカマツの光~光合成曲線をしらべてスギ、ヒノキは20000 Luxで、アカマツは30000 Lux附近で光飽和点に達する。また、スギ、ヒノキは強い光のもとでは同化能率が低下することを報告している。また、Kozlowski⁵⁸⁾は数種の樹木について連続した強い光をあてて同化能率をしらべると、loblolly pineにくらべてredoakやdogwoodに強い同化能率低下がみられることを報告している。樹種間にみられるこのような違いが自然状態での生育における最適光度の差となってあらわれると考えられる。

最適光度がRLI 100%以上であることは、自然状態では光が生長の制限因子であることをしめしているが、RLI 100%以上の最適光度の値は、RGRの被陰による変化のしかたを比較するために意義がみとめられるものであるから、実際の生長についての最適光度はRLI 100%とするのが妥当であろう。

最適光度は、個体の補償点がより低いことや、LARの被陰による増加の割合がより大きいことによって引下げられる。アキニレのように、個体の補償点は、他の広葉樹にくらべて高いが、LARの被陰によ

る増加率が高いために、最適光度は比較的低い値をしめしている。このように被陰による葉面積の増加の割合の大きい樹種が必ずしも耐陰性が高いとはいえない。

LARの被陰による増加は、被陰によるSLAの増加と被陰によるLWRの変化の両者の関連によってきまる¹⁷⁾。アキニレのLWRの被陰による増加の割合は他の樹種にくらべて最大である(図-34)。

しかし、個体全量に占める部分量の

変化には限界があるので強い被陰による生長量の減退をおぎなうためには決して有利な適応であるとはいえない。その点SLAの増加による

LARの増加の方がより安定した被陰に対する反応であるといえよう。

樹木の光補償点や最適光度が土壌条件の違いによって変化することが報告されている^{56, 103)}ので、本実験結果を他の実験結果と比較するときは、このことを考慮しなければならない。この実験で用いた樹種の主な被陰実験による研究をみると、石川⁴³⁾は、アカマツの生長は、無被陰が最大で、スギは受光量65%の生長が最大であると報告している。井上⁴²⁾は、アカマツ稚樹の生長は無被陰が最大で、被陰度0.9(受光量10%)以下ではほとんど消失すると報告している。原田³¹⁾は、ス

ギの最適光度は27~100%, 最少生存光度は2.0%としている。杉原⁹⁹⁾はスギの生重量、樹高、根長は受光量68%が最大で次に100%, 45%の順であるとしている。このほかアカマツは受光量100%^{62, 63)}で、スギは約70%で生長が最も良好であるとしている報告が多い。中村⁶⁷⁾は、ヒノキの樹高は陽光投射度50~65%で、重量は、約80%でその生長が最も良好であることを報告している。アカマツについては、上記の報告と本実験結果とはよく一致している。スギ、ヒノキは被陰の度合のあらわしかたや他の条件が異なるためか、この実験で得た結果とは異なるようである。小川⁷²⁾はスギの光に対する性質は、品種の違いによって異なることを日補償点測定法によって明らかにしている。これも実験結果に差を生じる原因の一つであろう。このように、実験方法や解析方法の異なった研究から得られた補償点や最適光度を直接比較することによって、陽光と樹木の生育に関連した性質の検討を行なうことは適当

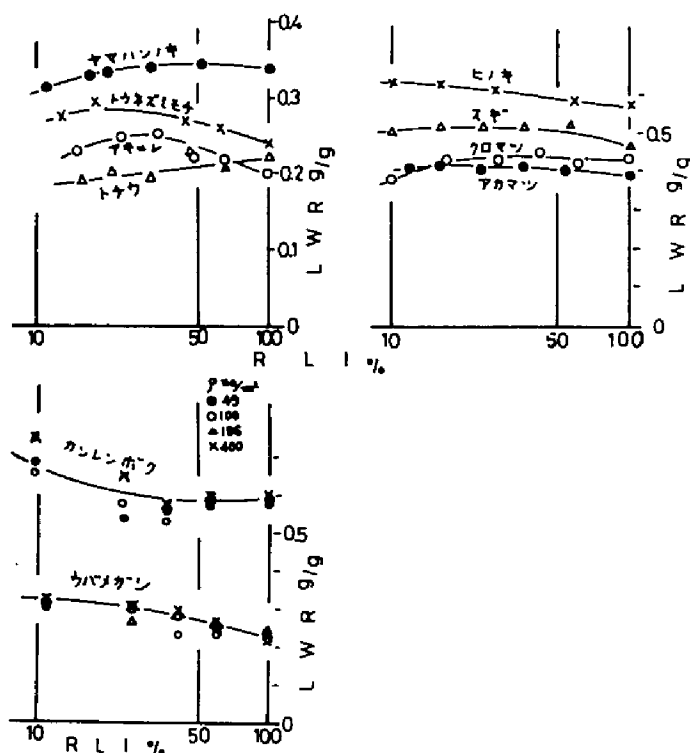


図-34 被陰処理の全期間の生長から算出したLWRと光の強さ(RLI)の関係

な方法であるとはいえない。

個体の補償点は、同一樹種でも樹令によって異なるとされている³¹⁾が、表-4でみられるように、本実験結果においても被陰処理期間の前半で求めた値と全期間で求めた値とは異なることが明らかになった。したがって個体の補償点の値が、他にくらべていちぢるしく高い樹種、例えば、アキニレ、クロマツ、アカマツなどは、他の樹種にくらべて耐陰性が低いことが、この値の差で充分に説明出来る。しかし、値の差の少ない他の樹種については比較が困難である。そこで、各樹種について被陰処理期間の前半で求めた値と、全処理期間について求めた値との関係をしらべることによって、被陰に対する樹木の適応反応がどのように変るかを検討する。

個体の補償点については次の3つに分類出来る。

- ① 全処理期間で求めた値が前半の値にくらべて高い
(アキニレ、カンレンボク)
- ② 全処理期間で求めた値と前半の値との差が少ない
(トチウ、ウバメガシ、スギ、ヒノキ)
- ③ 全処理期間で求めた値が前半の値にくらべて低い
(ヤマハンノキ、トウネズミモチ、アカマツ、クロマツ)

①の傾向をしめす、アキニレは補償点が他とくらべて高いことから明らかに耐陰性が低い樹種であるといえる。補償点が比較的低いカンレンボクも処理期間がながくなると個体の補償点が高くなることから耐陰性が低くなる可能性が大きい樹種である。③の傾向は、処理期間が長くなれば、被陰の強い区のNARが対照区にくらべて処理の初期より相対的に高くなることをしめしている。アカマツやクロマツはこの傾向をしめすが、この両樹種は、一般に最も耐陰性の低い樹種に分類されているし、また、ここで求めた個体の補償点も他とくらべて高い値をしめしている。したがってこの傾向は耐陰性が高い樹種が示す傾向とはいえない。

②の傾向は、処理期間が長くなってもNARの被陰による変化のしかたにはあまり差がないことをしめしている。この傾向をしめすウバメガシ、ヒノキは一般に耐陰性の高い樹種に分類される。

Bourdeau¹⁸⁾は、耐陰性の低い red pine, white pine, ailanthus と耐陰性の高い hemlock を被陰下で育てて同化能率をしらべた。red pine や white pine の単位葉量あたりの同化量は強い被陰下で育てたもののほど多く、hemlock は red pine や white pine にくらべて低い照度での同化能率は高いが、被陰処理したものと無処理のものに光-光合成曲線の差はみられない。また、ailanthus の葉面積あたりの同化の能率は被陰処理によって低下することを報告している。このように被陰処理によって同化能率がより高くなるような変化が耐陰性の高い樹種にみられず、耐陰性の低い樹種にこのような変化がみられるのは、ここで得た結果と似ており、注目すべきである。

生長の最適光度は処理の前半の値と全処理期間の値との差が小さいもの(ヤマハンノキ、カンレンボク、ウバメガシ)と前半の値より全処理期間の値が低いもの(トチウ、アキニレ、トウネズミモチ、アカマツ、クロマツ、スギ、ヒノキ)に分類することが出来る。

後者は、被陰処理期間が長くなれば被陰の強い区の LAR の増加割合が大きくなり、その影響によって最適光度が低くなる。被陰処理による LAR の増加割合が大きくなる傾向の強いものは広葉樹ではアキニレ、トウネズミモチ、針葉樹ではスギ、ヒノキである。針葉樹では最適光度が低いものほど耐陰性が高いと考えられるが、広葉樹ではアキニレにみられるように、この関連が必ずしも成立するとはいえない。このように被陰処理によって NAR が減少すること、LAR が増加することの二つの被陰に対する反応、あるいは適応の現象の相互の関連は少ないものと考えられる。

前者の関連から得られる個体の補償点と耐陰性には密接な関連がみられる。すなわち、個体の補償点の高いものほど耐陰性が低い。広葉樹ではアキニレ、針葉樹ではクロマツ、アカマツが他にくらべて個体の補償点が高い。また、処理期間が長くなることによって個体の補償点が高くなるカンレンボクも耐陰性が低くなる樹種であるといえる。LAR と光の強さの係に強い影響を受ける最適光度と耐陰性の関連は、個体の補償点と耐陰性にみられるほど密接ではないと考えられた。

個体の補償点や最適光度が比較的低い樹種のうちヤマハンノキとトチウは、強い被陰区の LWR が対照区にくらべて低くなる傾向がみられる（図-34）。このような樹種は一時的に耐陰性が高いとしても近い将来、耐陰性が低くなることが推測される。

従来の多くの研究は被陰の度合と樹高、直径の生長、あるいは重量生長などの個々の生長と光の強さの係から補償点や最適光度を求めて比較しているの、耐陰性の順位づけができて、光に対する樹木の諸性質の差の検討は不充分であった。これに対して本研究では、同化器官である葉の量や葉面積を用いて、被陰に対する樹木の適応現象を量的にとらえ、耐陰性に差を生じる原因について検討を行なった。その点、本研究で用いた解析方法はより有利な方法であるといえよう。

(4) 生産構造におよぼす被陰の影響

a. 直径生長と樹高生長

直径生長と樹高生長は樹木の幹の生長をあらわす2要因であるが、生育の環境条件を変えることによってこの両者の生長のしかたには異なった傾向があらわれることが知られている^{31,66,107)}。

図-35で、各樹種の対照区（RLI 100%）の直径生長量、樹高生長量および比較苗高（H/D）をもとにした各被陰区の相対値と被陰の強さの係ををしめた。ここでも、これらの生長量におよぼす密度の影響を考慮しないで樹種間の比較を行なうため、各樹種のそれぞれの相対値を用いてあらわした。直径生長はどの樹種も程度の差はあるが被陰によって減退する。しかし、アカマツとクロマツを除いた他の樹種の樹高生長は、いずれも被陰によって対照区より大きくなり、ある程度の強さに被陰した区に最大値をもつ傾向がみられる。したがって、これらの樹種は被陰によって細長くなり、比較苗高はある強さの被陰区に最大値をもつ係がみられる。このように、直径生長は被陰によって減退するのに対して、樹高生長は被陰区に生長の最適点がある場合や、樹高生長の被陰による減退の割合が直径生長にくらべて小さい場合があることなどが多くの樹種についてみとめられている^{66,107)}。赤井ら¹⁾は、湿性ポドゾル地帯に天然更新した稚樹をしらべて、ササの内部に生育するヒノキ稚樹の上生長は相対照度2~5%が最適であると報告している。このようにある特定の環境条件では、樹高生長に最適の照度がかかなり低い場合があ

ることがうかがえる。原田³¹⁾は、被陰によって幹が細長くなる傾向と樹種の耐陰性との関連づけを試みている。しかし、樹幹が細長くなる傾向を直接樹木の陽光に対する性質に結びつけるのは、ここで得た結果からは困難である。

次に、被陰による直径生長や樹高生長の変化と樹体の各部分の生長の変化との関連をしらべよう。図-13から幹枝量や葉量の生長率が被陰区に最適点をもつ樹種が多くみられるが、根量の生長率は、どの樹種も全て対照区が最大で相対照度の減少にともない減少する。また図-35から樹高生長が被陰区に最大値をもつ樹種が多いが、直径生長はどの樹種も対照区の値が最大で、被陰によって減少する。この二つの関連から、直径生長と根量の生長にはかなり密接な関係があるものと推測される。山田¹⁰⁹⁾は、3年生から24年生までのスギの根量をしらべて、直径

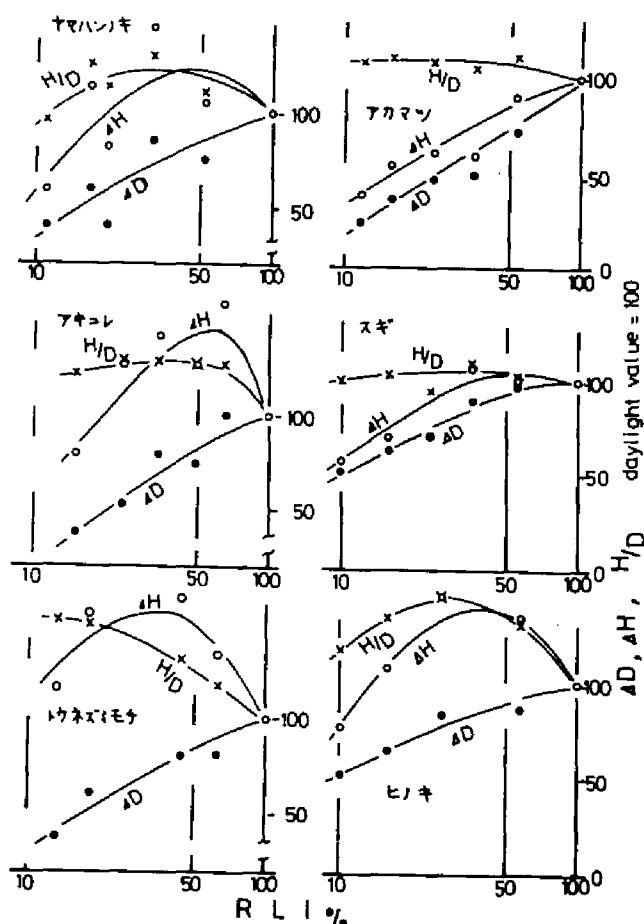


図-35 直径生長量(ΔD), 樹高生長量(ΔH), 比較苗高(H/D)の相対値(RLI 100%区の値=100)と光の強さ(RLI)の関係

の自乗と根量には、かなり広い個体の大きさの範囲について比例関係が成立つことを報告している。

樹高生長にくらべて被陰による直径生長の減退の割合が大きい樹種(広葉樹ではアキレ, トウネズミモチ, ウバメガシ, 針葉樹ではクロマツ, ヒノキ)は図-15でみられるように被陰が強くなるにしたがい、生長量の根への配分割合が少なくなる傾向がみられるが、この関係からも、直径生長と根量との間に密接な関係があることがうかがえる。しかし、先にのべたごとく、個体重にしろ根量の割合の減少と耐陰性を直接結びつけることは困難であると考えられた。

b. 生産構造

層別刈取法⁶⁵⁾によって得た層別の葉量, 幹, 枝量を図-36でしめた。層別の葉量はいずれの樹種も梢端から下方に向かって漸増し、最大値に達した後再び少なくなる。葉量の最も多い層の値は、いずれの樹種も被陰が強くなるにしたがい減少する。すなわち、林冠内部の葉の層別の空間密度の最大値は被陰に

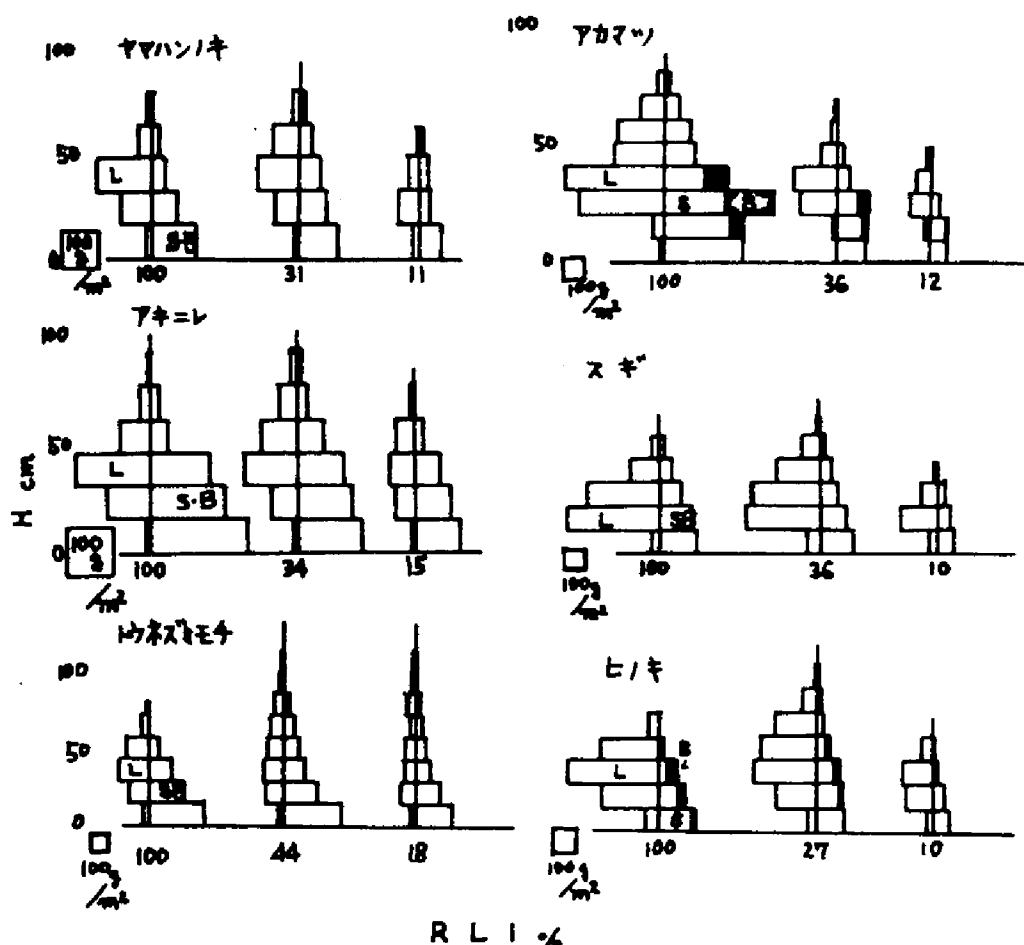


図-36 各試験区の生産構造図

よって減少するといえる。対照区にくらべて、被陰区の層別の葉量は、垂直方向に、よりならされた分布になる。このような林冠の構造の変化と樹幹が細長になることには密接な関連があることは樹形のパイプモデル^{95,96)}からも推測出来る。各樹種とも被陰によってSLAが増加するので、層別の葉量を葉面積におきかえると、最大葉量をもつ層の葉面積の被陰による差は少なくなる。

このような葉の垂直分布の差が、林冠内部の光の透過にどのような関連をもつかをしらべるために林冠下の相対照度と葉層との関係から門司ら⁶⁵⁾の方法 ($I = I_0 \cdot e^{-KF}$ (I_0 : 林外の光の強さ, I : 林冠下の光の強さ, F : 葉面積指数)) をつかって葉層の吸光係数 (K) を求めた (表-5)。

吸光係数と被陰の関係は下記のように大別出来る。

- ① 被陰が強くなるほど吸光係数が小さくなる (ヤマハンノキ)
- ② 被陰の強さと吸光係数の関係には一定の傾向がみられない。

表-5 試験区別の吸光係数の相対値 (K)
(カンレンボク, ウバメガシ $\rho=100 \text{ no}/\text{m}^2$)

ヤマハンノキ	
RLI%	K
100	100
52	115
31	64
20	61
17	55
11	45

アキニレ	
RLI%	K
100	100
65	122
49	137
34	93
24	59
15	114

トチウ	
RLI%	K
100	100
64	94
46	73
31	101
21	101
16	100

カンレンボク	
RLI%	K
100	100
57	114
37	95
24	71
10	100

トウネズミモチ	
RLI%	K
100	100
62	72
44	64
18	62
13	78

ウバメガシ	
RLI%	K
100	100
60	131
41	144
26	159
11	159

アカマツ	
RLI%	K
100	100
54	143
36	180
24	157
16	173
12	143

クロマツ	
RLI%	K
100	100
64	111
42	128
28	155
17	178
10	211

スギ	
RLI%	K
100	100
56	84
36	73
24	81
16	93
10	96

ヒノキ	
RLI%	K
100	100
58	124
27	75
16	82
10	100

(トチウ、アキニレ、カンレンボク、トウネズミモチ、アカマツ、スギ、ヒノキ)

③ 被陰が強くなるほど吸光係数が大きくなる。

(ウバメガシ、クロマツ)

このように、ここで用いた樹種の大部分は、吸光係数と被陰の強さに一定の関係がない②の傾向をしめしている。

葉面積の空間密度が低くなるほど吸光係数は小さく⁵⁴⁾なるが、吸光係数は、葉の厚さや、大きさ、また、葉の着生のしかたなどが変化すればその影響を受けて変化すると考えられる^{12,70)}。SLAが被陰によって増加することはすでにのべた。また、平均葉面積(1枚の葉)は被陰によって増加する種が多いことが報告されている⁸⁴⁾。

この実験で用いた広葉樹にもこの傾向を示すものがみられたが、被陰の強さとの相関は低かった。葉の着生角度の測定は、困難であるため行なわなかった。したがって、被陰による葉層の吸光係数の変化と被陰に対する適応であると考えられる弱い光を充分に受けとるための機構的、形態的な適応との関連を明らかにすることはできなかった。なお、この関連は耐陰性の解明のための重要な課題の一つとして今後検討をすすめる必要があると考えられた。

c. 全葉層が受ける相対的な光の強さと生長量

被陰処理中の各測定時の推定葉面積と林冠下の相対照度の関係から吸光係数を求めて、この値から各葉層の受ける相対照度を算出して、各林分ごとに積算した(図-37)。このようにして求めた各区の値を対照区(RLI 100%)をもとにした相対値とした。

この「全葉層が受ける相対的な光の強さの積算値」と処理期間中の生長量の比は葉面の等しい受光量に対する葉の平均純同化の能率をあらわす指標になると考えた。

カンレンボクの密度別に求めた値と相対照度の関係を図-38でしめたが、この関係には密度の違いによる有意な差はみとめられなかった。そこで、各樹種の比較を行なうと、落葉広葉樹の4種の被陰によって、全葉層が受ける相対的な光の強さと生長量の比であらわされる葉の能率は増加するが、ばらつきが大きく、

樹種別の傾向の差はとらえにくい(図-39)。中程度より強い被陰区では、アキニレが他の3種にくらべて増加の割合が小さい。2種の常緑広葉樹も被陰によって値が増すが、2種間の差は小さい。

針葉樹のうちスギ、ヒノキは、被陰によって、この値が増加するが、増加の割合はヒノキの方が大きい。したがって、強い被陰下での葉の相対的な能率は、スギよりヒノキが高いといえよう。アカマツはRLI 16%区までは対照区より高い値をとるが、それより被陰が強くなれば対照区より低くなる。クロマツは中程度の被陰区ではアカマツの値より高いが、強い被陰区では、著しく減少する。アカマツ、クロマツに

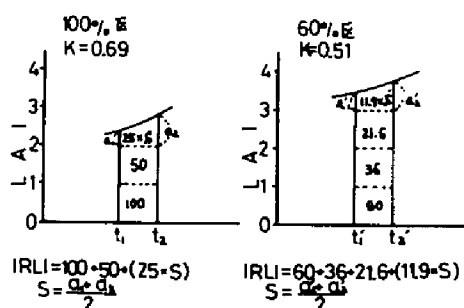


図-37 林分的全葉層が受ける相対的な光の強さ(IRLI)の算出方法の模式図

みられる傾向はスギ、ヒノキの傾向にくらべてかなり異なることから、これらの間には陽光に対する性質に大きな差があることをあらわしている。各樹種についてみられる傾向は、個体の補償点の値の大きさによる分類にほぼ一致する。アカマツ、クロマツ、アキニレの3種を除いた他の樹種にみられる関係の差は小さく、くわしい分類は困難であるが、いずれの樹種も、中程度の被陰までは、樹種間の差が小さく強い被陰区で大きな差があらわれることは、個体の補償点との関連もあり注目すべきことである。

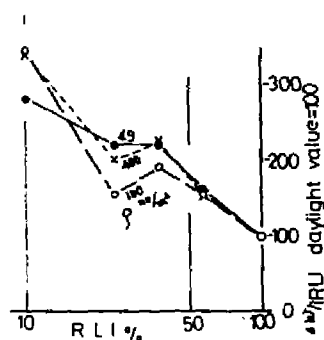


図-38 カンレンボクの生長量 (Δw) と全葉層が受ける相対的な光の強さ (IRLI) の比の相対値 (RLI 100%区の値=100) と光の強さ (RLI) の関係

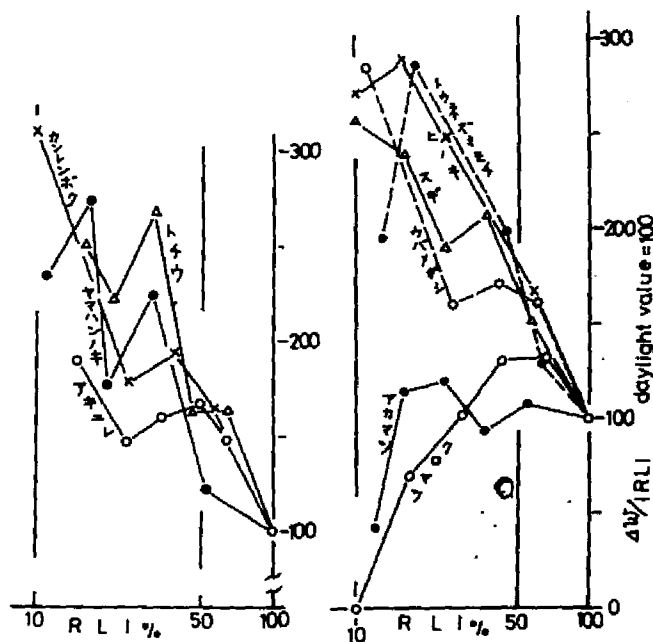


図-39 生長量 (Δw) と全葉層が受ける相対的な光の強さ (IRLI) の比の相対値 (RLI 100%区の値=100) と光の強さ (RLI) の関係
(カンレンボクとウバメガシの $\rho=100 \text{ no/m}^2$)

Ⅲ 林木による被陰が下木の生育におよぼす影響

1. 立木密度をかえたクロマツの小型林分内に樹下植栽されたスギの生長

(1) 研究の方法

この実験は京都大学演習林苗畑（京都市左京区北白川）で行なわれた。満5年生のクロマツ（平均地際直径1.8cm、平均樹高129cm）を 2×2 m²の試験区内に4、9、16、25本の4つの立木密度（密度）に植栽した。その下にスギの満1年生の苗を49本/m²の密度で植栽した。試験区はクロマツの密度の異なる4区とクロマツのない対照区1区の計5区で1組とし、4組を設定した。

植栽は1963年3～4月に行なわれ、この試験区を2生育期間放置して、1964年11月にクロマツの一部とスギの全部を堀取って各部分の重量を測定した。クロマツの現存量は一部の堀取測定で得たデータから相対生長法⁵³⁾によって推定した。試験期間中に下木であるスギの樹冠上面の相対照度の測定やスギ、クロマツの直径、樹高の測定を行なった。下木であるスギの外側から3列は林縁木として除外した。

(2) 上層木による被陰

下木であるスギの上面、すなわち上層木であるクロマツの林冠下の相対照度は季節によって変化する。一例を図40でしめした。落葉樹林でしらべられた林床の相対照度の季節変化^{57, 104)}はその変動の巾がかなり大きい^{7, 97)}。アカマツ、クロマツなどの針葉は7月下旬には大部分の針葉の伸長生長が終る²⁸⁾ので、それ以後は、葉量の増加が少ないものと考えられる。ここで得たクロマツ林冠下の相対照度も8月以後には変動の巾が小さい。

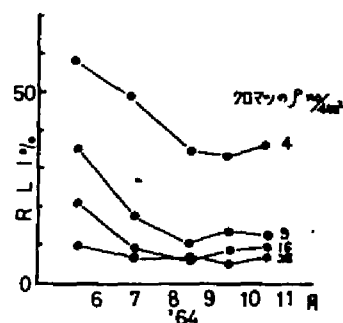


図-40 クロマツ（上層木）林冠下の相対照度（RLI）の季節変化の一例

林内の陽光の強さをあらわす方法は種々見られるが^{8, 20, 24, 79)}、測定方法が簡単であるため広く用いられている相対照度であらわす方法は、天候や測定の時期によってかなり変動することが知られている^{71, 76, 92)}。同じ林分内でも晴天より曇天の場合が、林内の相対照度が高く、また正午頃は朝夕にくらべて相対照度が低い^{50, 83)}。このような変動は林外の絶対照度のちがいと、陽光の直射成分と散光成分の割合の違いによるものと考えられている。この実験では、晴天の正午頃を選んで照度の測定を行なったため、そこで得られる最も低い相対照度をしめしていると考えられる。

’63年（実験設定当年）と’64年（実験設定翌年）の上層木であるクロマツ林冠下の相対照度の測定値のうち、7月以後の平均相対照度とクロマツの葉量の関係を図-41、42でしめした。’64年の測定結果は、’63年にくらべて吸光係数が小さい。これは、樹高生長によって葉の空間分布の容積が増加したた

めであろう。'64年の測定結果は、葉量が約 $1.2\text{kg}/\text{m}^2$ 以上になると、相対照度の減少の割合が少なくなる。これに似た結果は、玉井ら¹⁰⁵⁾がスギ林の調査でみとめ、この原因は、陽斑点による影響であると推測している。ここで得た結果は、このような陽斑点も一つの原因であると考えられるが、クロマツの樹高が 2m にも達するため、試験区の大きさを考えあわせると側方向からの光の影響を無視することはできない。

図-41、42でみられるように、クロマツ林冠下の相対照度と葉量の関係には、大きなばらつきがみられる。各測定時のクロマツ林冠下の相対照度は、相対照度の実測値とクロマツ葉量とに、ある範囲内で $I = I_0 \cdot e^{-KF}$ の関係式がなりたつものとして、吸光係数 (K) を求め、その関係式をつかってクロマツの葉量から逆にクロマツ林冠下の相対照度を求める方法

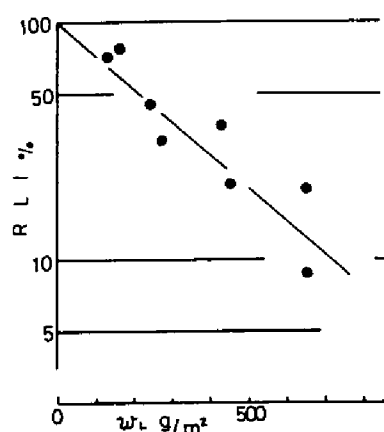


図-41 クロマツ(上層木)林冠下の相対照度(RLI)とクロマツの葉量(w_L)の関係('63)

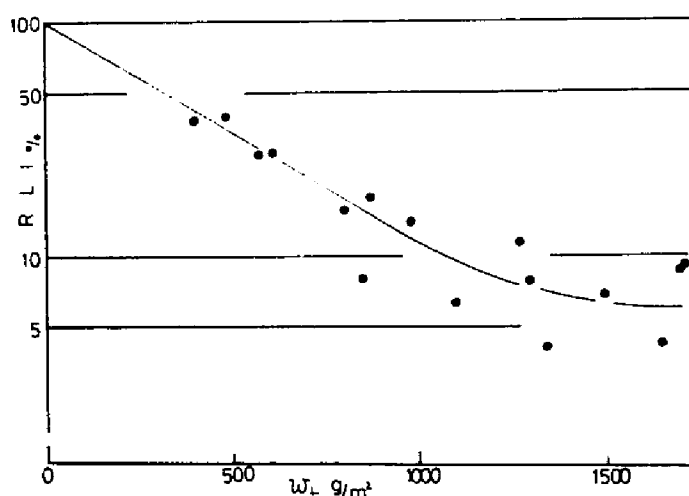


図-42 クロマツ(上層木)林冠下の相対照度(RLI)とクロマツの葉量(w_L)の関係('64)

により修正した。表-6は、このように修正して求めたクロマツ林冠下の相対照度を平均して求めた、1生育期間ごとと、2生育期間の平均相対照度である。

表-6 クロマツ(上層木)林冠下の平均相対照度

試験区	クロマツ林冠下の平均相対照度 (RLI %)		
	'63年	'64年	'63,'64年平均
1-2	6.4	4.2	4.8
1-3	4.2	1.6	2.9
1-4	2.4	8.4	1.6
1-5	1.2	6.3	9.2
2-2	5.8	3.6	4.7
2-3	4.5	1.9	3.2
2-4	2.3	8.0	1.6
2-5	1.3	6.5	1.0
3-2	5.2	2.8	4.0
3-3	3.8	1.4	2.6
3-4	2.9	1.1	2.0
3-5	1.5	7.0	1.1
4-2	5.4	3.0	4.2
4-3	4.2	1.7	3.0
4-4	2.2	7.7	1.5
4-5	1.2	6.3	9.2

(3) スギの生長

'63年春~'64年秋までの2生育期間のスギの生長を解析して得た NAR, LAR, RGR と $\log RLI$ ('63 ~ '64 年の平均相対照度) の関係を図-43 でしめした。NAR ~ $\log RLI$ はともに直線関係であらわせた。したがって RGR は $\log RLI$ の2次式であらわすことが出来る。これらの関係から計算によって求めた個体の補償点は RLI 3.7% で、最適光度は RLI 24.0% であった。この値はネット被陰の実験で求めた個体の補償点 RLI 4.6%, 最適光度 9.1% にくらべて個体の補償点はやや低く、最適照度はかなり高い値をしめしている。

このような差について検討するために、まず相対照度のあらわしかたについてしらべると、先にのべたように林外の照度(裸地の照度)が異なると林内の相対照度が変化するが、スギ林の調査結果⁵⁰⁾によると林

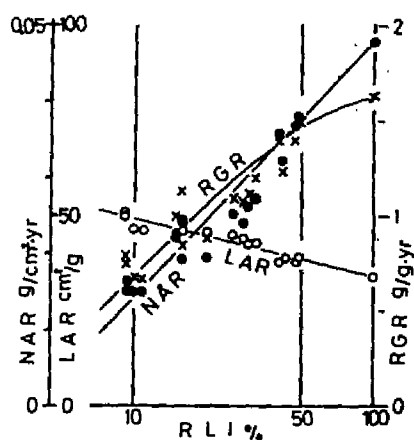


図-43 スギ(下木)の2生育期間の生長から算出したNAR, LAR, RGRと光の強さ(RLI)の関係

外が 20 000 lux で林内の相対照度が約 1%であるのが、林外が 5 000 lux では RLI 約 3%でその差が大きい。このような差のとりあつかいの方法は未だ確立されていない。この実験で測定した相対照度の値は、晴天の測定値が多いため、通年の平均的な値よりは低いことが予想される。また、クロマツ林冠下の相対照度は、林冠の構造が不均質なためネットの内部にくらべて平均相対照度が同じであっても個々の測定値の分布の巾や頻度は著しく異なる。平均相対照度が近い値の一例を図-44でしめすが、ネットによる被陰では平均値附近に大部分の測定値が集中するが、クロマツ林冠下では広い範囲に相対照度が分布する。このように同じ相対照度であってもかなり異なった内容をもつといえよう。しかし、このような相対照度の分布の差が植物の生育にどのような影響をあたえるかをしらべた研究は少ない。少し内容が異なるが、Huxley⁴¹⁾は移動する被陰枠のもとで草本植物を生育させた結果、枠を固定したものにくらべて乾物生長にはあまり差がなかったと報告している。

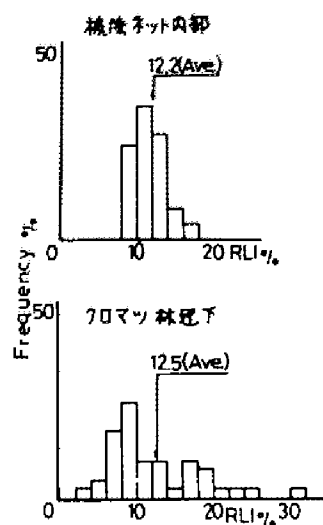


図-44 被陰ネット内部とクロマツ林冠下の相対照度(RLI)の頻度分布(Frequency)の比較

ここでは、ネット内の相対照度とクロマツ林冠下の平均相対照度を同じにあわせて比較した結果、個体の補償点に差がみつめられたが、NARの値のばらつきも考えあわせれば、その差は決して大きい差であるとはいえない。

最適光度は、ネット被陰で得た値にくらべて高く、その差は大きい。このような差が起る原因は、LARの被陰による増加の割合がネット被陰にくらべて小さいためである(図-33, 43)。これはSLAの被陰による増加の割合がネット被陰にくらべて低いこと(図-45)と、LWRの被陰による増加の割合がネット被陰にくらべて小さいためにおこると考えられる。

先にのべたように各樹種のSLAは、一般的に被陰によって増加するが図-18でみられるように、同一林分の上層と下層のSLAの違いと、被陰ネット間の違いについて、その関係の差をネットによる被陰と葉層による被陰の差として説明したがこれは、ここにみられるクロマツ(上層木)による被陰とネットによる被陰の差の説明にもあてはめることが出来るであろう。すなわちネットによる被陰では、生育期間を通じてネット内の相対照度はほとんど変化しないと考えるてもよいが、平均相対照度が同じであっても林木による被陰下では春の開葉期の相対照度は一般的に高いと考えられる(図-

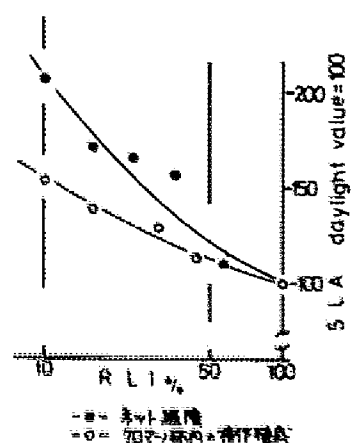


図-45 異なった被陰条件のもとで生育したスギのSLAの相対値(RLI 100%区のSLA=100)と光の強さ(RLI)の関係

40)。これがSLAと相対照度の関係に差を生じる主な原因の一つであろう。

高原¹⁰³⁾はスギの1年生葉に人工被陰をあたえると6~7か月でクロロフィルが増加し、強い被陰をあたえた葉では水分量が増すなど陰葉化のすすむことを報告しているが、このようにスギの葉の陰葉化にはかなりの時間を必要とすることが明らかにされているので被陰の程度が時間とともに変化する場合は平均的な被陰の強さのあらわしかたを検討する必要があると考えられた。

LWR ~ logRLI の関係は、ネットの被陰試験にくらべて、被陰区のLWRの増加の割合が低い。生長量の各部分への配分の割合と被陰の関係から葉への配分割合は被陰によって増加することがわかるが、増加の割合は、ネット被陰にくらべて小さい(図-46)。このような差は、クロマツの被陰下で生育したスギの中程度の被陰によるRGRの減退の割合が、ネット被陰にくらべて大きくなり、さらに最適光度を高くする原因になっている。

樹下植栽した当年('63)の生長についてしらべたNAR, LAR, RGRとlogRLIの関係は図-47でしめた。ネット被陰の場合と同様に、2年間の生長で求めた個体の補償点や最適光度より高い値(個体の補償点RLI 7.4% 最適光度RLI 2350%)をしめている。程度の差はあるが、ネット被陰でもみられたように被陰下での生育期間が長くなることによって被陰によるNARの減退割合が小さくなることや、被陰によるLARの増加割合が大きくなるためにこのような差が生じると考えられる。これらはいずれも被陰に対する適応現象であろう。

ネットによる被陰の結果によれば、直径生長は被陰によって減退するが、樹高生長は弱度の被陰では対照区とほとんど差がなく、より強い被陰をあたえることによって生長の減退がみられた。ここで得た結果によれば、各区の平均個体の直径生長、樹高生長はともに被陰によっ

て減退するが、その減退の割合は、ネット被陰の場合にくらべて大きい(図-48)。これはRGR ~ logRLIにみられる両者の差すなわち、ネットによる被陰にくらべてクロマツを上木とした樹下植栽では弱~中程度の被陰による生長の減退の割合が大きいためであろう。

被陰による直径生長と樹高生長の減退のしかたにはほとんど差がみられない。そこで各プロット別に個体の直径と樹高の関係をしらべると図-49のとおりで、上木のない無被陰区や上木の少ない区にみられ

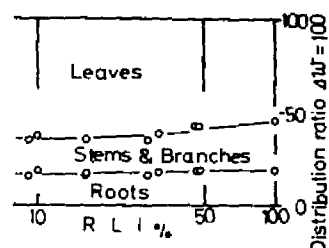


図-46 スギ(下木)の生長量(Δw)の各部分への配分の割合と光の強さ(RLI)の関係

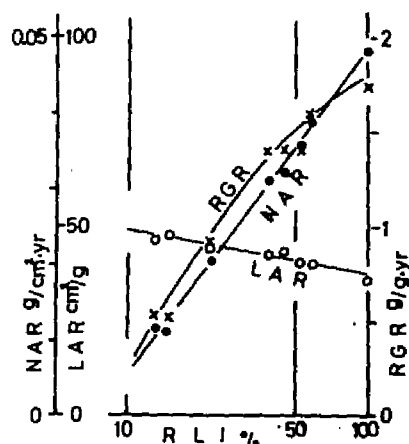


図-47 スギ(下木)の植栽当年の生長から算出したNAR, LAR, RGRと光の強さ(RLI)の関係

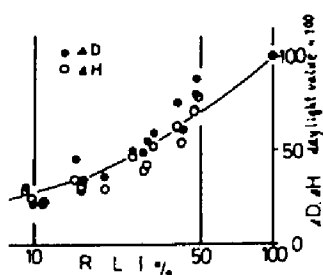


図-48 スギ(下木)の直径生長量(ΔD)、樹高生長量(ΔH)の相対値(RLI 100%区の値=100)と光の強さ(RLI)の関係

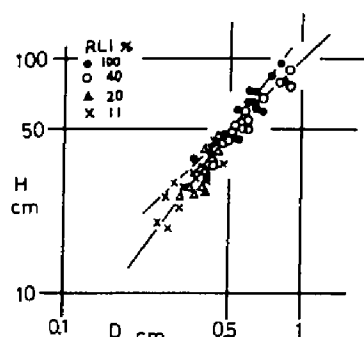


図-49 スギ(下木)の直径(D)と樹高(H)の関係

る直径～樹高の関係直線と、上木が多いため生長の減退のはげしい区にみられる直径～樹高の関係直線とは勾配に差があり、前者は後者にくらべて勾配の値が小さい。このように両者に差がみられるが、この差は被陰の強い区の生長の減退が樹高よりも直径にわずかに強くあらわれることをしめしている。しかしネット被陰にみられるような両者の生長の差はみられなかった。したがって、ネットによる被陰にみられるような、被陰による幹形のいちぢるしい変化はないようで、このような差も条件の異なった被陰によるものであると考えられた。

2. ミズナラ林内に樹下植栽されたスギの生長

(1) 研究の方法

調査林分は京都大学和歌山演習林(和歌山県有田郡清水町)内の海拔高約1000mの尾根付近に位置した天然更新による落葉広葉樹林で、ミズナラを主とし、クリが混在している。これらの広葉樹を保護樹として、その下にスギが直挿された。植栽は1957～1958年に行なわれた。この樹下植栽地の一部は植栽の翌年に上層木の全部が巻枯しによって枯殺された。他は上層木の一部または、全部が残されて今日に至っている。調査は1965年8月下旬に行なった⁵¹⁾。試験区は、上層木の立木密度の異なる区を4か所と、上層木が全部枯殺された区を1か所、合計5区とした。1区の面積は120～200㎡である。

(2) 上層木による被陰

表-7 上層木

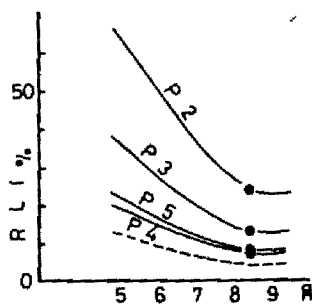
試験区	立木密度 ^{no} /100㎡	平均D.B.H cm	胸高断面面積 合計㎡/100㎡	林冠下のRLI%	樹冠投影面積 ㎡/100㎡
1	0	—	0	100	0
2	3	2.6	0.14	24	5.9
3	5	1.9	0.15	13	7.5
4	13	1.5	0.26	7	11.0
5	16	1.4	0.26	8	9.4

表一七は上層木の測定結果である。上層木の林冠下の相対照度は1965年8月22日の正午頃に測定した結果で、当日は、快晴であった。当日の林外の照度は70,000～85,000 lux でかなり高い値である。

玉井ら¹⁰⁴⁾はミズナラ天然林の林内の相対照度の季節変化をしらべた結果、林内の相対照度は5～6月に急げきに減少して8～9月に最も低い値をしめし、10月頃に急げきに増加する。5～6月の変動は、開葉によって、10月からの変動は落葉によっておこると考えられるが、葉量が一定に達していると推測される7月頃の値より、8～9月の値がさらに低い値をしめすのは、葉量の増加によるものか、または、葉層の吸光係数の変化によるかは明らかにされていない。同じような傾向は、シラカンバやコバノヤマハシノキなどの落葉樹林の林内の相対照度の測定結果の報告⁵⁷⁾にもみられる。

同じ林分でも晴天で林外の照度が高い方が、曇天で林外の照度が低い場合にくらべて、林内の相対照度が低い値をしめすことはすでに述べた。したがって、ここで得た上層木の林冠下の相対照度は、この林分の最も低い値をあらわしていると考えられた。

生長量とその植物が受ける光の強さを比較するには、このような一時点の測定による光の強さを比較の基準に用いることは不適当で、生育期間中の光の強さの変化を知る必要がある。そこで玉井ら¹⁰⁴⁾(一部未発表)が測定したミズナラ林内の相対照度の季節変化から当林分の林内相対照度の季節変化を推測したものが図一五〇である。この図から6～8月の各月の相対照度を求めて平均した値を下木であるスギの樹冠が受ける光の強さとした(表一八)。



図一五〇 上層木林冠下の相対照度の季節変化の推定
(破線は玉井ら¹⁰⁴⁾(一部未発表)の測定値から推定した)

表一八 上層木林冠下の相対照度の推定値

試験区	林冠下の RLI %
1	100
2	42
3	23
4	13
5	14

(3) スギの生長

下木であるスギの測定結果を表一九でしめした。平均個体重の各部分の重量のうち、根量は、大きい個体の根量の実測が困難であるため $T/R=3.5$ ⁵⁾として地上部重から推定によって求めた。年間重量生長量は、樹幹解析によって求めた幹材積生長率から幹の生長量を求め、さらに根、枝の生長率は、幹生長率と同じものとして各部分の生長量を求めた。新葉は全葉量の25%¹¹¹⁾としてもとめた。このようにして求

表-9 樹下植栽されたスギ

試験区	立木 密度 no/100m ²	地上 0.3m のD cm	H m	平均個体重 (g)					
				根 w_R^*	幹 w_S	枝 w_B	葉 w_L	合計 w	重量生長量 (g/yr)**
1	23	6.5	4.3	1380	2080	629	2130	6219	2256
2	53	2.8	2.4	230	318	81	407	1036	340
3	48	2.0	1.8	126	168	41	233	568	178
4	49	1.3	1.4	48	61	13	93	215	65
5	33	1.5	1.5	56	79	18	100	253	76

* 根の量は $T/R=3.5$ として地上部重より求めた。

** 根、幹、枝の最近1年間の重量生長量は幹材積生長率から推定した。新葉量は葉の現存量の25%にした。

めた値から生長解析によって NAR, LWR, RGR を得た (表-10)。

上層木のない P-1 の NAR は、計算方法が少し異なるが安藤らが10年生のスギの単層林でしらべた値⁵⁾より高く2段林の8年生のスギの上木で求められた値⁶⁾より低い。このように NAR は、樹令が似ていてもその値にはかなりの巾があることがわかった。

スギの葉面積はネット被陰やクロマツを

上木とした樹下植栽実験では投影法によって葉面積を直接測定したが、この調査では現地で直接投影器によって葉面積を測定することができなかった。そこで、クロマツを上層木とした樹下植栽で求めた SLA と

相対照度の関係をつかって葉面積を算出した (図-45)。このようにして得た値から NAR, LAR, RGR を求めて log RLI との関係をしめた (図-51)。この関係から計算によって求めた個体の補償点は RLI 2.6% 最適光度 RLI 103% であった。個体の補償点はネットの被陰によって得た値 (RLI 4.6%) やクロマツを上木とした樹下植栽で得た値 (RLI 3.7%) より低い。個体の補償点が低いことは、NAR の被陰による減退の割合が前2者より小さ

表-10 樹下植栽されたスギの最近1年間の生長から算出した NAR, LWR, RGR

試験区	NAR g/g·yr	LWR g/g	RGR g/g·yr
1	1.28	0.34	0.44
2	1.00	0.41	0.41
3	0.95	0.39	0.37
4	0.79	0.44	0.35
5	0.85	0.40	0.34

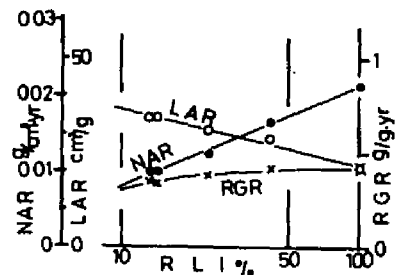


図-51 スギ(下木)の最近1年間の生長から算出したNAR, LAR, RGRと光の強さ(RLI)の関係

いことになる。樹令が高くなるほど耐陰性が低くなるのが種々の樹種について明らかにされている^{31, 72)}。しかし、これらは樹令別に耐陰性をしらべたもので、長期間被陰下で生育して、ある樹令に達したものを比較したものではない。ここで得た結果は、被陰下で長い期間生育すれば、被陰下の個体の葉の同化能率と無被陰で生育した個体の葉の同化能率との差が小さくなることをあらわしていると考えられるが、これは長期間被陰下で生育した結果おこる適応現象であろう。

最適光度は、ネット被陰（2生育期間）のRLI 91 %より高いが差は小さく、クロマツ林内の樹下植栽（2生育期間）のスギから得たRLI 240 %より低い。ネット被陰とクロマツ林内の樹下植栽との最適光度の差は、主にSLAと相対照度の関係の差によっておこることはすでにのべた。ここではクロマツ林内の樹下植栽から得たSLAと相対照度の関係を用いて葉面積を算出したが、最適光度がネット被陰で得た値に近い値をしめすのは、LWRの被陰による増加の割合がネット被陰にくらべて大きいためである（図-52）。ネット被陰やクロマツ林内の樹下植栽で行なった生長解析は、処理開始時からの生長をもとにして計算したために、処理開始時の被陰区間の平均個体の大きさは等しいが、ミズナラ林内の樹下植栽は、植栽から経過した期間が長く、その期間の上層木による被陰の強さの変化を推測することが困難であるから、最近1年間の生長をもとに解析を行なった。そこで、試験区別の個体の大きさの差についてしらべなければならない。

樹高別の個体の地上部重の構成割合は図-53のとおりで、樹高の高いものほど葉量の割合が減少する。各地方産のスギについて調べられた結果も、樹高10

m程度に達するまでは、樹高の増加によって、地上部重に対する葉量の割合が急げきに減少する¹¹¹⁾。しかし、この関係は樹令の異なった個体を比較したものであるが、ここで得た結果のように長期間の被陰によって無被陰と被陰下で生育したものとの個体の大きさの差が大きくなると同令であっても地上部重の構成割合にかなりの差がみられる。図-53から無被陰P-1と被陰の強いP-4, 5の個体の地上部の構成割合と樹高の関係に、わずかなずれがみられるが、この傾向の差が被陰によっておこる葉量のしめる割合の変化であるといえる。

ネット被陰、クロマツ林内の樹下植栽、およびミズナラ林内の樹下植栽のそれぞれの対照区の値をもとにしたRGRの相対値とlogRLIの関係を比較すると（図-52）、中程度の被陰までは、ネット被陰と

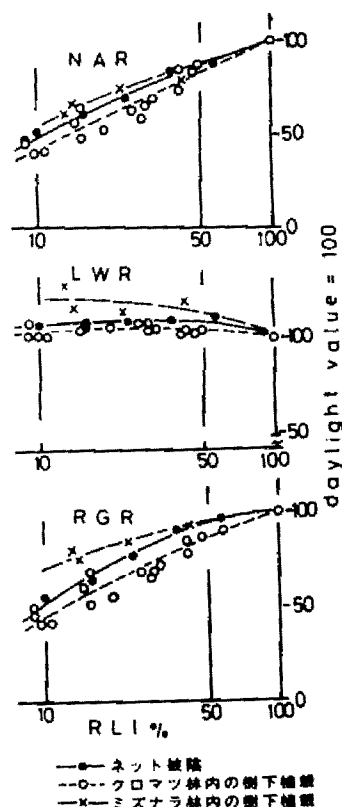


図-52 条件の異なった被陰のもとで生育したスギのNAR, LWR, RGRの相対値(RLI 100%区の値 = 100)と光の強さ(RLI)の関係

ミズナラ林の樹下植栽とは、ほぼ同じ関係をしめすが、それより被陰が強くなるとネット被陰よりミズナラ林内の樹下植栽の方が相対照度の減少による RGR の減少割合が小さくなる。この差は主に LWR の変化の差によっておこることはすでにのべた。これに対して、クロマツ林内の樹下植栽はネット被陰やミズナラ林の樹下植栽にくらべて被陰による RGR の減少割合が大きい。この差は被陰によって LWR が増加するがその増加の割合がネット被陰にくらべて小さいことにも影響を受けるが主に被陰による SLA の増加のしかたの差によっておこる (図-45)。

葉重量をもとにして求めた NAR の被陰による減少の割合は、クロマツ林内の樹下植栽が最も大きい。ネット被陰とクロマツ林内の樹下植栽には SLA に差があるので、葉面積から求めた NAR と $\log RLI$ の関係には両者の差が葉重量のものにくらべて小さい (図-33, 43)。このように NAR は葉面積をもとにして求めた値の方が、葉重量から求めた値よりも相対照度との関連がより正確にとらえられる。

以上から、樹木による被陰とネットによる被陰の生長にあらわれる差は主に LWR や SLA の被陰との関係の差によっておこることが明らかになった。3つの条件の異なった被陰下のスギの生長の比較から、無被陰の状態での RGR の 80% 以上の生長を期待するためには RLI 40% 以上の光の強さが必要であると推測される。

直径と樹高の関係は図-54のとおりで上層木のない P-1 と上層木の密度の低い P-2 に含まれる大きい個体で一つのまとまった関係が成立し、その他の上層木の密度の高い区の直径と樹高には別の関係がみられる。両対数軸グラフ上の前者の直線関係の勾配は後者の勾配より小さい。これはクロマツを上層木とした樹下植栽でみとめられた結果と同じで、この差は被陰による生長の減退が樹高生長よりも直径生長に強くあらわれることをしめしている。

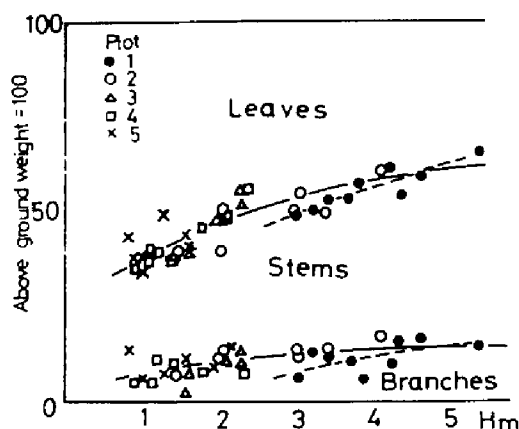


図-53 スギ(下木)の地上部重に占める各部分重の割合と樹高(H)の関係

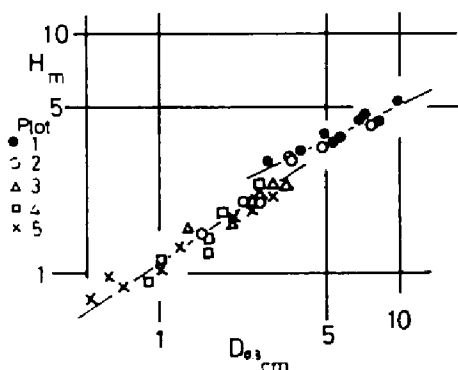


図-54 スギ(下木)の樹高(H)と直径(D)の関係

IV 総 合 討 論

陽光と樹木の生育の関係には、種によって異なった性質を持っていることが知られている。この性質を明らかにすることは、森林における植生遷移の解析をするためにも、また森林の更新や林相の改良のための樹下植栽などの育林作業の指標を得るためにも重要な課題である。陽光量と樹木の生育との関連についての研究は数多くみられるが、それらの研究方法には多くの問題が含まれている。たとえば樹木を部分的にあつかって行なわれた研究の結果は、その樹木の自然状態での生育との関連づけが難しく、また自然状態に近い生育環境を用いた研究は、被陰のあたえかたの違いによって同じ樹種でも異なった結果が得られることがある。したがって、これらの結果を森林のとりあつかいに直接応用することは困難な場合が多い。

この研究は、自然状態に近い環境で稚樹を生育させてその生長におよぼす被陰の影響を、特に同化器官である葉の量との関連を中心にしてしるべ、樹種ごとの差異を明らかにすることを目的にした。

樹木の生育におよぼす被陰の影響は、幹の形をあらわす比較苗高 (H/D) や、specific leaf area (葉面積/葉重量) あるいは生産構造にみられる変化、すなわち形態的な変化と個体重や個体の各部分のしめる重量割合の変化すなわち量的な変化の二つに大別することができる。

形態的な変化についてみると、樹高生長は、アカマツ、クロマツを除いて他の8樹種は被陰区に最適点をもつ。この最適点は樹種ごとに異なる(図-35)。これに対して、直径生長は、10樹種とも被陰によって生長量が減少する。直径と樹高の比であらわされる比較苗高は被陰によって変化し、その変化の傾向は樹種によって異なる。被陰によって樹高生長が対照区より大きくなることは、対照区にくらべて葉の空間密度を低くするが、葉の空間密度が低くなることと、個体の生長との関連は明らかでない。被陰による直径生長の減退は、根の量の増加割合の減少との関連が深いと考えられる。被陰によって樹木の根の量が減少し T/R 率が増加することが多く報告されている^{9,11,26}。しかし、他の部分の量の増加割合にくらべて根の量の増加割合が低いことと、その個体の生長および生存の限界との関係は明らかではない¹⁰。

一般に SLA は被陰が強くなるほど増加するが^{4,55,102}、被陰による SLA の増加は葉の陰葉化によるもので、被陰に対する適応現象であると考えられる。被陰による SLA の増加の割合は、葉の構造の違いによってかなり異なるようである。葉の薄いカンレンボクは葉の厚いウバメガシにくらべて、被陰による SLA の増加の割合が小さい。また、アカマツやクロマツの針葉は、被陰により針葉が細くなることによって表面積を増すが、このような変化は、ヒノキやスギの葉の SLA の増加にくらべて割合が小さい(図-21)。落葉広葉樹の葉の厚さは、耐陰性の高い樹種のものほど薄いので陽葉と陰葉の厚さの比は、小さいことが報告されている⁴⁴。したがって、被陰による SLA の増加の割合が大きいことが必ずしも、その樹種の耐陰性の高いことをあらわすものではない。このように被陰による SLA の増加を樹種の陰陽性に直接結びつけることは困難である。また、植物群落の葉面積の一定以上の増加が、生長にとって必ずしも有利ではない^{46,108} ことも、被陰による葉の形態的あるいは量的な変化を、直接その種の耐陰性の比較の指標に用いることが困難であることをしめしている。

以上から、被陰による葉や幹の形態的な変化のしかたは各樹種に固有のものであるが、その変化の傾向をその種の陽光と生長の関係に直接むすびつけることは困難であるといえよう。

被陰による樹木の生長の量的な変化についてみると、量的な変化には、個体重の変化と個体重に占める各部分の割合の変化とにわけられる。個体重はある期間の樹木の生長の積分値としてあらわれるものである。被陰処理後の平均個体重は、被陰が強いものほど小さい種と、ある程度被陰した区に最大値をもつ種がみとめられた(図-11)。平均個体重と被陰の強さの関係だけから、陽光に対する樹木の性質をくわしく追求することは困難であるから、いわゆるイギリス系の生長解析による耐陰性の解析方法⁵³⁾を用いて、同化器官である葉の量や葉面積と乾物生産との関連を検討した。純同化率(NAR)と光の強さ(RLI)の関係から求めた個体の補償点は、立木密度が異なってもその値が変化しないことを明らかにできたので、1生育期間の生長から求めた各樹種の値を比較すると、その値の高いものからクロマツ(RLI 22%),アカマツ(RLI 15%),アキニレ(RLI 12%),スギ(RLI 5.0%),ヒノキ(RLI 4.1%),カンレンボク(RLI 4.0%),トウネズミモチ(RLI 4.0%),ウバメガシ(RLI 4.0%),トチウ(RLI 3.4%),ヤマハンノキ(RLI 3.2%)となる(表-4)。

陽樹であるとされているアカマツ、クロマツの個体の補償点が高く、中庸であるスギが陰樹とされているヒノキやウバメガシより高く、これらの樹種の個体の補償点の順位と耐陰性はよく一致する。アキニレを除く他の落葉広葉樹は、耐陰性の高いヒノキやウバメガシに近い値をしめしている。したがってこれらの落葉広葉樹は1生育期間の被陰処理結果からみれば耐陰性がかなり高いといえよう。そこで、被陰処理期間の前半の生長から求めた個体の補償点と全処理期間の生長について求めた値とを比較すると、アキニレやカンレンボクの全処理期間の値は前半の値にくらべて高い(表-4)。このことは、処理期間が長くなれば、個体の補償点が高くなり、耐陰性が低くなることをあらわしている。また、ヤマハンノキやトチウの葉重比(LWR)は被陰が強くなるほど減少する傾向がみられる(図-34)。このような傾向は、強い被陰のもとでは、葉量のしめる割合が少なくなるため、生育が不利になることをしめしている。これらの樹種も一時的には耐陰性が高いとしてもいずれは耐陰性が低くなることが推測される。これに対して、ヒノキやウバメガシは個体の補償点は低く、被陰処理期間によるその値の変動も少ない。また、LWRは被陰が強くなるほど増加するので、処理期間が長くなっても耐陰性が大きく変動することは考えられない。このような点でヒノキやウバメガシは他の樹種にくらべてかなり耐陰性が高いことが明らかになった。

トウネズミモチは強い被陰区の葉のしめる割合が少なくなることから、ウバメガシにくらべて耐陰性が低いと考えられる。

スギの個体の補償点はヒノキより高い値をしめしているがその差は小さく、LWRは被陰によって増加し、被陰処理期間による個体の補償点の変動も少ない。したがって、中間的というよりもむしろヒノキに近い性質をしめしている。

アカマツとクロマツは、処理期間が長くなることによって個体の補償点が低くなることから、ある程度被陰に対する適応が起きると考えられる。すなわち全処理期間(2生育期間)の生長から求めた個体の補償点は、1生育期間後のものにくらべていずれも低く、アカマツはRLI 10%,クロマツはRLI 11%

であるが、この値は、他の樹種にくらべて著しく高い。また、両樹種とも強い被陰のもとでは、生長量の葉への配分割合が急げきに少なくなることからも、この実験で用いた樹種のうちアキニレと共に最も耐陰性が低い性質をしめしている。さらに、アカマツとクロマツの性質には差がみられた。すなわち個体の補償点はアカマツに較べてクロマツが高い。またクロマツの LWR の強い被陰区での減少の割合がアカマツにくらべて大きく、クロマツの耐陰性がアカマツより低いことを示している（図-34）。

生長率（RGR）と被陰の強さ（RLI）の関係から求めた最適光度は、針葉樹では、個体の補償点の低いものほど低く、耐陰性の順位によく一致するが、広葉樹ではその順位が一致しない（表-4）。最適光度は、被陰による葉面積比（LAR）の増加の割合の影響を強く受けるが、LAR の増加は被陰による LWR の変化と SLA の変化をかけあわせたものとしてあらわされる。被陰による LWR の変化は SLA の変化にくらべて小さい場合が多く（図-21, 34）、したがって LAR の変化は SLA の変化の影響を強く受ける。SLA の被陰による変化の割合の大きさと樹種の耐陰性との関連づけは先にのべたように困難であるから、最適光度は必ずしも樹種の耐陰性の順位とは一致しないといえよう。

以上を要約すれば、樹木の生長におよぼす被陰の影響は大別して2つの要素に分けることが出来る。すなわち、一つは、純同化率（NAR）の被陰による変化で、一般的には、この値は被陰によって減少し、その減少のしかたと光の強さの関係は樹種によって異なる（図-32, 33）。NAR と相対照度の関係から計算によって求められる個体の補償点は、この値の被陰による減少の割合をあらわすもので、個体の補償点が低いものほど強い被陰下での葉の純同化能力の低下が少ないことをあらわしている。したがって、このような樹種は強い被陰下での生育が有利な樹種であるといえよう。また、この個体の補償点は、被陰処理の期間が長くなることによって、その値が高くなる樹種と、ほとんど変化しない樹種および低くなる樹種が見出された。このうち、処理期間が長くなることによってその値が高くなる樹種は、被陰下で長時間生育することによって耐陰性が低くなることをあらわし、これに対して処理期間が長くなることによってこの値が低くなることは、強い被陰による生長の減退を少なくするような葉の純同化の能力にあらわれる適応現象によるものであると考えられる。

他の一つは、被陰によって個体重あたりの葉面積（LAR）が変化することで、一般的には、この値は被陰によって増加する（図-32, 33）。この値の変化は、被陰による葉重あたりの葉面積（SLA）の変化と、被陰による個体重あたりの葉重の割合（LWR）の変化の両者によってひきおこされる。このうち SLA は一般的に被陰によって増加するが、この値の被陰による増加割合と耐陰性との関連は明らかにすることが出来なかった（図-21）。他方 LWR は、被陰によって減少する樹種と、ほとんど変化しない樹種および増加する樹種が見出された（図-34）。被陰によって LWR が減少することは、強い被陰下で生育すれば、個体重に占める葉量の割合が少なくなることであらわすので、被陰下での生育が不利になり、したがって耐陰性が低くなる可能性が大きいことをあらわしているといえよう。これに対して、一般的に耐陰性が高いとされている樹種の LWR は、被陰によって増加する傾向がみとめられたので、この関係からも耐陰性との関連づけが可能であろう。LWR の被陰による変化は、SLA の変化にくらべて一般的に変化の割合が小さい。したがって、被陰による LAR の変化の割合は SLA の変化に大きな影響を受

けているといえよう。生長率(RGR)と相対照度の関係から求める生長に最適の光の強さ、すなわち最適光度は、LARと相対照度の関係の影響を強く受けるので、最適光度によって樹木の耐陰性の順位を決定することは困難であると考えられた(図-32, 33 表-4)。

以上の考察から、種ごとに異なる樹木の耐陰性は個体の補償点の値の大きさを比較することによって順位づけを行ない、さらに被陰下で生育をつづけることによって起ると考えられる耐陰性の変動は、個体の補償点の時間的な変化と、被陰によるLWRの変化によって推測することが最も適当な方法であると考えられた。

次に林木の被陰下で生育したスギの生長について述べる。

立木密度を変えたクロマツの小型の林分内に樹下植栽されたスギの生長解析によって求めたNARと、クロマツ林冠下の光の強さ(RLI)の関係から得た個体の補償点は、1生育期間の生長ではRLI 7.4%, 2生育期間ではRLI 3.7%であった。

森林の樹冠下の明るさのあらわしかたは種々の方法が試みられているが、ここでは、生育期間中の上層木の林冠下の相対照度の平均値であらわした。森林内部の相対照度は、天候や季節によってかなりの巾で変動するなどの問題が多い。また明るさの分布がネット被陰では均質であるが、林木による被陰では不均質であるなど、明るさの性質にも差があるので、これらを考慮するならば、ネットによる被陰で求めた個体の補償点にくらべて値の差は決して大きいものではない。

ネット被陰とクロマツによる被陰とによるスギの生長の大きな差は、クロマツによる被陰下のスギの最適光度が高いことである。すなわち、クロマツの小型林分内で生育したスギの最適光度は、1生育期間でRLI 2350%, 2生育期間で240%である。クロマツの被陰下で生育したスギの被陰によるSLAの増加の割合は、ネットによる被陰のものにくらべて小さいために被陰によるLARの増加の割合はネットによる被陰のものにくらべて小さい(図-33, 43)。この結果、最適光度はネットによる被陰のものにくらべて高くなる。被陰によるSLAの増加のしかたの違いは、カンレンボク(図-18)でしらべた関係と同様に、ネットによる被陰では生育期間を通じて一定の被陰をあたえるが、樹木による被陰では、上層木も生長するため被陰の強さが生育期間内でかなり変化することと、ネットによる被陰が均質であるのに対して林木による被陰が不均質であるなどによってこのような差が生じるものと推測された(図-44, 45)。

ミズナラ林内に樹下植栽されたスギの生長をしらべた結果によれば、長い期間被陰下で生育すると無被陰の環境で生育したものにくらべて葉の量のしめる割合が大きく、またNARとRLIの関係から求める個体の補償点が低くなることがわかった(図-51)。

RGRと光の強さ(RLI)の関係にみられるネット被陰と林木による被陰の差は、被陰によるLWRの差と、SLAの変化の差の影響が大きい。NARと光の強さとの関係は、ネット被陰と林木による被陰との差は少ないが、被陰下で長い期間生育したものの相対照度の減少によるNARの減少の割合が少なくなり、その関係は個体の補償点の差になってあらわれることが明らかになった。

以上述べたごとく本研究によって陽光が樹木の生育におよぼす影響にみられる樹種間の差異をある程度

とらえることが出来た。しかし、この解析はおもに実験に用いた小型林分の平均個体をもとに生長をとらえたが、強い被陰のもとで生存する樹木の性質をさらにくわしく知るためには林分内で起ると考えられる競争によってもたらされる個体間の生長の差と陽光の関係について検討を加える必要があろう。

また、実際の森林内部の環境のモデルとして、ネットによる被陰実験を行なったが、ネットによる被陰は林木による被陰にくらべて、陽斑点がないため被陰が均質であることや、季節による変動がほとんどないことなどかなり性質が異なっている。このためネットによる被陰実験では、被陰の程度と、そのもとで生育する樹木の生長との関連を量的にとらえやすくしている。平均的な光の強さが同じであれば、被陰の条件が異なっても生長量にみられる相対的な差異は少ないと考えられたが、被陰による樹木の形態的な変化にはかなりの差がみとめられた。このような差が個体の補償点に近い光の強さで生育する樹木の生長にあたえる影響をさらにくわしく検討する必要があると考えられた。

引 用 文 献

- 1 赤井竜男, 浅田節夫: 天然更新に関する研究(1) 木曾地方湿性ポトゾル地帯におけるヒノキ属の更新.
京大演報, 39, 35~63 (1967)
- 2 荒木真之: カラマツ苗の葉の生産性に関する庇陰効果 日林誌, 51, 211~214 (1969)
- 3 ———, 木村則之: カラマツの葉面積/葉重比と照度, 密度, 施肥の関係 第80回日林講,
244~245 (1969)
- 4 ———: カラマツの葉面積/葉重比と照度の関係, 日林誌, 50, 185~186 (1968)
- 5 安藤 貴, 蜂屋欣二, 土井恭次, 片岡寛純, 加藤善忠, 坂口勝美: スギ林の保育形式に関する研究.
林試報, 209, 1~76 (1968)
- 6 ———, 竹内郁雄, 斉藤 明, 渡辺秀彦: 人工二段林における物質生産量の測定例.
日林誌, 51, 102~107 (1969)
- 7 ———: 二段林上木枝打後の下木上部の相対照度の季節変化. 天然林一次生産力研究
JIBP-PT-F 47~53 (1970)
- 8 Anderson, M. C. : Some problem of simple characterization of the light climate.
Light as an ecological factor (R. Bainbridge, G. C. Evans, O. Rackham edi.)
Blackwell Sci. pub., 77~90 (1965)
- 9 Baker, F. S. : Effects of shade upon coniferous seedlings growth in nutrient solutions.
Jour. For., 43, 428~435 (1945)
- 10 ——— : Principles of silviculture. Mc Graw-Hill (1950)
- 11 Bates, C. G. : The relative light requirements of some coniferous seedlings.
Jour. For., 23, 869~879 (1925)
- 12 Birkebak, R. : Solar radiation characteristics of tree leaves. Ecol., 45, 646~649 (1964)
- 13 Blackman, V. H. : The compound interest law and plant growth.
Ann. Bot., 33, 353~360 (1919)
- 14 Blackman, G. E. , Wilson, G. L. : Physiological and ecological studies in the analysis of
plant environment. VII
An analysis of the differential effects of light intensity on the net assimilation
rate, leaf area ratio and relative growth rate of different species.
Ann. Bot., 15, 373~408 (1951)
- 15 ——— , ——— : IX Adaptive changes in the vegetative growth and
development of *Helianthus annuus* induced by an alteration in light level.

- Ann. Bot., 18, 71~94 (1954)
- 16 ————, J. N. Black : XI A further assessment of the influence of shading on the growth of different species in the vegetative phase.
Ann. Bot., 23, 51~63 (1959)
- 17 ———— : Influence of light and temperature on leaf growth. The growth of leaves (F. L. Milthope ed.) Butterworth. Sci. Pub., 151~169 (1956)
- 18 Bourdeau, P. F., M. L. Laverick : Tolerance and photosynthetic adaptability to light intensity in White pine, Red pine, Hemlock and Ailanthus seedlings.
For. Sci., 4, 196~207 (1958)
- 19 Boysen Jensen, P. : Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena (1932)
- 20 Czarnowski, M., J. Slomka : Some remarks of the percolation of light through the forest canopy. Ecol., 40, 312~317 (1959)
- 21 Decker, J. P. : The uncommon denominator in photosynthesis as related to tolerance.
For. Sci., 1, 88~89 (1955)
- 22 Dengler, A. : Waldbau auf ökologischer Grundlage. Berlin (1930)
- 23 De Wit, C. T. : Photosynthesis of leaf canopies. Agric. Res. Rep., 663, 1~57 (1965)
- 24 Evans, G. C. : Model and measurement in the study of woodland light climates. Light as an ecological factor. (R. Bainbridge, G. C. Evans, O. Rackham ed.)
Blackwell Sci. Pub., 53~76 (1965)
- 25 Fabricius, L. : Forstliche Versuche VII Neue Versuche zur Feststellung des Einflusses von Wurzelwettbewerb und Lichtentzug des Schirmstades auf den Jungwuchs.
Forstw. Centralbl., 73, 477~506 (1929)
- 26 Fairbairn, W. A., S. A. Newstein : Study of response of certain coniferous species to light intensity. Forestry, 43, 57~71 (1970)
- 27 藤井真一 : ヒノキ林の遮断雨量に関する試験. 日林誌, 41, 262~269 (1959)
- 28 古野東洲, 四手井綱英 : 伸長期に切断されたアカマツおよびクロマツ針葉の伸長について.
日林誌, 42, 435~440 (1960)
- 29 古野東洲, 川那辺三郎 : 和歌山演習林におけるモミ, ツガ林の生産力調査 第1報 主としてモミ林について. 京大演報, 39, 9~26 (1967)
- 30 Hamilton, G. J. : The dependence of volume increment of individual trees on dominance crown dimensions and competition. Forestry, 42, 133~144 (1969)
- 31 原田 泰 : 林学領域に於ける陽光問題と是に関連する二三の環境因子に関する研究並に育林上の処置に就て. 北海道林試報, 1, 1~354 (1942)

- 32 Hartig, T. : Photometrisches. Allg. Forst. Jagd. Zeit., 53, 35~36 (1877)
- 33 平尾経信 : テウセンカラマツ稚樹の底蔭に対する関係の一考察. 日林誌, 20, 51~56 (1938)
- 34 ——— : チョウセンゴエフ稚樹の底蔭に対する関係. 日林誌, 22, 15~19 (1940)
- 35 Hiroi, T., M. Monsi : Physiological and ecological analysis of shade tolerance of plants. 4. Effect of shading on distribution of photosynthate in *Helianthus annuus*. Bot. Mag. Tokyo, 77, 1~9 (1964)
- 36 Hodges, J. D., D. R. M. Scott : Photosynthesis in seedlings of six conifer species under natural environmental conditions. Ecol., 49, 973~981 (1968)
- 37 Hodgson, G. L. : Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment XIII. A comparison of the effects of seasonal variation in light energy and temperature on the growth of *Helianthus annuus* and *Vicia faba* in the vegetative phase. Ann. Bot., 31, 291~308 (1967)
- 38 本田静六 : 造林学前論の四 造林上樹種と立地の関係. 三浦書店 (1926)
- 39 穂積和夫, 篠崎吉郎, 吉良竜夫 : クサフヨウの生長におよぼす光の強さと個体密度の影響. 生理生態, 8, 36~49 (1956)
- 40 穂積和夫 : 高等植物の生長と 2, 3 の生長要因間の定量的関係に関する実験生態学的研究 (博士学位論文) (1961)
- 41 Huxley, P. A. : The effect of fluctuating light intensity on plant growth. Jour. Appl. Ecol., 6, 273~276 (1969)
- 42 井上由扶 : アカマツ林の中林作業法に関する研究. 九大演報, 32, 1~265 (1960)
- 43 石川静一 : 杉, 赤松子苗の発生, 消失及生長と之に及ぼす環境 主として気象因子とに関する実験的考察. 日林誌, 15, 236~265 (1933)
- 44 Jackson, L. W. R. : Effect of shade on leaf structure of deciduous tree species. Ecol., 48, 498~499 (1967)
- 45 影山純介 : 林木の生長と陽光の強度とに関する数理学的研究. 北大演報, 3(2), 1~207 (1925)
- 46 菅 誠, 四手井綱英 : 施肥密度試験 (第1報) イイギリ苗を用いた模型林分における施肥密度効果. 第71回日林講, 210~211 (1961)
- 47 川那辺三郎, 四手井綱英 : 陽光量と樹木の生育に関する研究 (I) 2, 3 の落葉広葉樹苗木の底陰効果について. 日林誌, 47, 9~16 (1965)
- 48 ———, ——— : (II) カンレンボクの底陰効果におよぼす密度の影響. 京大演報, 38, 68~75 (1966)
- 49 ———, ——— : (III) 針葉樹苗木の生育におよぼす被陰の影響. 京大演報, 40, 111~121 (1968)

- 50 ———, 玉井重信, 四手井綱英: 林内定点における相対照度の日変化. JIBP・森林の一次生産力研究, 48~52 (1968)
- 51 ———, 四手井綱英: 落葉広葉樹林内に樹下植栽されたスギの生長について. 京大演報, 42, 117~127 (1971)
- 52 吉良竜夫(編): 密度・競争・生産. 大阪営林局, (1955)
- 53 ———(編): 植物生態学(2). 東京古今書院, (1960)
- 54 Kira, T., K. Shinozaki, K. Hozumi: Structure of forest canopies as related to their primary productivity. Pla. cel. physiol., 10, 129~142 (1969)
- 55 桐田博充, 穂積和夫: 水俣照葉樹林の光合成速度の推定 — 森林葉層の諸性質. JIBP・照葉樹林研究, 16~35 (1969)
- 56 小早川 進: 土壌を異にする場合に庇蔭が林木稚苗の生育に及ぼす影響について. 東大演報, 32, 71~92 (1943)
- 57 小島忠三郎, 北田健二: 林内照度の連続測定例. 日林誌, 50, 295~296 (1968)
- 58 Kozlowski, T. T.: Effect of continuous high light intensity on photosynthesis of forest tree seedlings. For. Sci., 3, 220~224 (1957)
- 59 Kraft, G.: Über das Beschattungsertragniss der Waldbäume. Allg. Forst Jagd.-Zeit., 54, 164~167 (1878)
- 60 Kuroiwa, S., S. Hiroi, K. Takada, M. Monsi: Distribution ratio of net photosyntheate to photosynthetic and nonphotosynthetic system in shaded plants. Bot. Mag. Tokyo., 77, 37~42 (1964)
- 61 Kuroiwa, S.: A new calculation method for total photosynthesis of a plant community under illumination consisting of direct and diffused light. Founctioning of terrestrial ecosystems at the primary production level (F. E. Eckardt edi.) UNESCO, 391~398 (1968)
- 62 松本正美: 光があかまつの天然更新におよぼす影響. 林試京都支場業務報, 4, 61~64 (1954)
- 63 ———: 陽光とアカマツ稚樹の成長の関係. アカマツに関する論文集, 日林関西支部, 38~47 (1954)
- 64 松尾考嶺(編): 稲の形態と機能. 農技協, (1960)
- 65 Monsi, M., T. Saeki: Über die Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und Seine Bedeutung für Stoffproduction. Jap. Jour. Bot., 14, 22~52 (1953)
- 66 中江篤記, 辰巳修三: 京都大学北海道演習林におけるヤチダモの育林学的研究 第4報 ヤチダモ稚樹の耐陰性. 京大演報, 33, 285~291 (1961)
- 67 中村賢一郎: 扁柏天然更新に就て(1) 御料林, 45の18, 18~25 (1932)

- 68 根岸賢一郎, 佐藤大七郎, 八木喜徳郎: ハのヒロサをはかる一方法(点数法). 日林誌, 39, 380~384 (1957)
- 69 Negisi, K. : Photosynthesis, respiration and growth in 1 year old seedlings of *Pinus densiflora*, *Cryptomeria japonica* and *Chamaecyparis obtusa*. 東大演報, 62, 1~115 (1966)
- 70 Newton, J. E. , G. E. Blackman : The penetration of solar radiation through leaf canopies of different structure. Ann. Bot., 34, 329~348 (1970)
- 71 Odani, N. : Measurements of light I Effects of weather upon relative light intensity in plant community. Jap. Jour. Ecol., 13, 83~88 (1963)
- 72 小川保喜: 日補償点測定法による林木の耐陰性に関する研究. 九大演報, 43, 213~277 (1968)
- 73 岡崎文彬: 樹木の水分経済. 日林誌, 34, 337~343 (1952)
- 74 ——— (編): 林木の生理. 地球出版 (1960)
- 75 大山保表: リュウキュウマツの造林ならびに施業に関する基礎的研究. 琉球大農報, 17, 1~161 (1970)
- 76 Ovington, J. D. , H. A. I. Madgwick : A comparison of light in different woodlands. Forestry, 28, 141~146 (1955)
- 77 ————— : Dry matter production by *Pinus sylvestris* L. Ann. Bot., 21, 287~314 (1957)
- 78 Pollard, D. F. W. , P. F. Wareing : Rates of dry-matter production in forest tree seedlings. Ann. Bot., 32, 573~591 (1968)
- 79 Reifsnyder, W. E. : Forest meteorology · The forest energy balance. Inter. Rev. For. Res.2 (J. A. Romberger, P. Mikola edi.) Academic pre. 127~178 (1967)
- 80 Röhrig, E. : Wachstum junger Laubholzpflanzen bei unterschiedlichen Lichtverhältnissen. Allg. For. Jagd., 138, 224~239 (1967)
- 81 Rutter, A. J. : Studies in the growth of young plants of *Pinus sylvestris* L. 1 The annual cycle of assimilation and growth. Ann. Bot., 21, 399~426 (1957)
- 82 佐伯敏郎: 植物の生長解析. Bot. Mag. Tokyo, 78, 111~119 (1965)
- 83 斉藤秀樹, 玉井重信, 荻野和彦, 四手井綱英: 小径木間伐に関する研究(Ⅲ) 第1回間伐後の林況の変化について. 京大演報, 40, 81~92 (1968)
- 84 佐多一至: 日射が樹葉の大きさ及び其生理機能に及ぼす影響に就て. 日林誌, 18, 837~862 (1936)
- 85 佐藤義夫: えぞまつ天然更新上の基礎要件と其適用. 北大演報, 6, 1~354 (1929)
- 86 Satoo, T. : Production and distribution of dry matter in forest ecosystems. (東大)演習林, 16, 1~15 (1966)

- 87 四手井綱英：林分密度の問題。 林業解説シリーズ, 86, 日林協 (1956)
- 88 ———, 堤 利夫, 小泉 孟：スギ伏条の生態について。 第69回日林講, 294~296 (1959)
- 89 ———, 只木良也, 菅 誠：施肥密度試験(第2報) スギを用いた模型林分における施肥密度効果。 第71回日林講, 212~213 (1961)
- 90 ——— (編)：アカマツ林の造成。 地球出版 (1963)
- 91 ———：森林生態系。 応用生態学上, 沼田 真他編, 128~168 古今書院 (1965)
- 92 ———, 新田あや：林内の一定点における照度の日変化。 第79回日林講, 25~26 (1968)
- 93 白沢保美：樹種の陰陽に就て(山林局林試報, 2, 1905) 林試報抄, 1, 64~65 (1915)
- 94 Shirley, H. L. : Is tolerance the capacity to endure Shade ? Jour. For., 41, 339~345 (1943)
- 95 Shinozaki, K., K. Yoda, K. Hozumi, T. Kira : A quantitative analysis of plant form — the pipe model theory 1. Basic analyses. Jap. Jour. Ecol., 14, 97~104 (1964)
- 96 ———, ———, ———, ——— : II. Further evidence of theory and its application in forest ecology. Jap. Jour. Ecol., 14, 133~139 (1964)
- 97 Schomaker, C. E. : Solar radiation measurements under a spruce and a birch canopy during may and june. For. Sci., 14, 31~38 (1968)
- 98 Strothmann, R. O. : The influence of light and moisture on the growth of Red pine seedlings in Minnesota. For. Sci., 13, 182~191 (1967)
- 99 杉原亨三：杉天然更新基礎要件の一考察。 日林誌, 14, 308~320 (1932)
- 100 Sweet, G. B., P. F. Wareing : A comparison of the seasonal rates of dry matter production of three coniferous species with contrasting patterns of growth. Ann. Bot., 32, 721~734 (1968)
- 101 只木良也, 四手井綱英：森林の生産構造に関する研究(I) アキニレ稚樹林における葉量の時期的変化とその乾物生産。 日林誌, 42, 427~434 (1960)
- 102 Tadaki, Y. : Studies on the production structure of forest (XVII) Vertical change of specific leaf area in forest canopy. 日林誌, 52, 263~268 (1970)
- 103 高原末基：スギおよびヒノキの枝打が幹の生長におよぼす影響。 東大演報, 46, 1~96 (1954)
- 104 玉井重信, 川那辺三郎, 四手井綱英：ミズナラ林の相対照度。 第80回日林講, 348 (1969)
- 105 玉井重信, 四手井綱英：小径木間伐に関する研究(IV) 第1回間伐4年後の林況の変化について。 京大演報, 42, 163~173 (1971)
- 106 Tscheng Dschang Gia : Beitrag zur kenntnis der Schattenfestigkeit Verschiedener Holzarten im 1 Lebensjahre. Forstw. Centralbl., 71, 386~397, 425~435,

468~482 (1927)

- 107 渡辺資仲：クスの造林学的基礎研究（第11報） 庇蔭が苗木の生育におよぼす影響。
東大演報, 56, 213~227 (1962)
- 108 Watson, D. J. : The dependence of net assimilation rate on leaf-area index.
Ann. Bot., 22, 37~54 (1958)
- 109 山田 勇, 四手井綱英：スギ林の根の現存量について。 京大演報, 40, 67~80 (1968)
- 110 山科健二, 吉武時夫：スギの葉面積の推定。 第74回日林講, 68~69 (1963)
- 111 四大学合同調査班：森林の生産力に関する研究 第III報 スギ人工林の物質生産について。
日林技協, (1966)